Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 1. Juni 1965 Nr. 141

Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha)

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 53 Abbildungen[1]

Inhaltsübersicht

		Seite
	Vorbemerkungen	1
I.	Die Merkmale und ihre Entwicklungsstufen	2
II.	Die monophyletischen Teilgruppen der Muscidae	9
III.	Der absolute Rang der monophyletischen Teilgruppen	87
IV.	Literaturverzeichnis	95
V.	Index der Gattungen	98

Vorbemerkungen

Im Laufe der letzten 10 Jahre habe ich die paläarktischen Muscidae revidiert (Hennig 1955—1964). Diese Revision konnte insofern nicht befriedigend ausfallen, als dabei nicht von Anfang an ein gesichertes System der Familie zugrunde gelegt werden konnte. So mußte ich bei Beginn der Arbeit von Voraussetzungen ausgehen, die sich im Laufe der Arbeit selbst teilweise als unhaltbar erwiesen haben. Die Folge davon ist, daß meine Darstellung der paläarktischen Muscidae einer systematischen Gliederung folgt, die ich in einigen wesentlichen Punkten heute selbst nicht mehr für richtig halte.

Es liegt mir daher viel daran, meine Ansichten über das phylogenetische System der Muscidae noch einmal im Zusammenhange darzustellen. Dazu war es notwendig, auch die nicht-paläarktischen Gattungen und Gattungsgruppen in Betracht zu ziehen. Trotzdem ist es auch heute noch ganz unmöglich, ein in allen Punkten gut begründetes phylogenetisches System der Muscidae vorzulegen. Allzu viele Arten, die als Vertreter neuer Gattungen beschrieben wurden, sind unzugänglich. Andere sind nur in einzelnen Exemplaren (Typen) bekannt, die nicht genauer untersucht werden können. Bei den Muscidae genügen aber vielfach die äußerlich sichtbaren Merkmale zur Klärung der systematischen Stellung umstrittener Gattungen nicht. Nur zahlreiche und sorgfältige Einzeluntersuchungen werden hier nach und nach weiterführen können. Voraussetzung dafür ist aber auch, daß die monophyletischen Teilgruppen der Muscidae wenigstens in ihren ungefähren Umrissen feststehen. Zur Zeit wird noch allzu häufig von „Übergangsformen" zwischen Gruppen gesprochen, die phylogenetisch zweifellos nicht näher miteinander verwandt sind und zwischen denen es daher auch keine „Übergangsformen" geben kann.

Meine Aufgabe sehe ich daher vor allem darin, diejenigen monophyletischen Teilgruppen der Muscidae, die ich mit einiger Sicherheit zu erkennen glaube, möglichst klar herauszuarbeiten und die Merkmale anzugeben, auf denen die Annahme beruht, daß es sich tatsächlich um monophyletische Gruppen handelt.

[1] Um die Zahl der Abbildungen möglichst niedrig zu halten, wurde auf die Darstellung von Merkmalen verzichtet, die bereits in meiner Revision der paläarktischen Muscidae (1955—1964) abgebildet sind. Verweisungen auf „Textfig. ..." oder „Tafelfig. ..." beziehen sich auf diese, nur Verweisungen auf „Abb. ..." auf die vorliegende Arbeit.

Da die Methode der phylogenetischen Systematik nicht auf einer Abschätzung des Grades der zwischen verschiedenen Arten und Gattungen bestehenden Ähnlichkeiten, sondern auf einer Analyse der „Heterobathmie der Merkmale" beruht (HENNIG 1965), ist es zunächst notwendig, zu untersuchen, bei welchen Merkmalen sich innerhalb der Muscidae eine deutliche Entwicklung von ursprünglichen (plesiomorphen) zu abgeleiteten (apomorphen) Transformationszuständen feststellen läßt und welche „Merkmale" demnach auf Grund unserer bisherigen Einsichten zur Feststellung der wichtigsten phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden können.

I. Die Merkmale und ihre Entwicklungsstufen

A. Merkmale der Imago

1. Stirn

Im Grundplan sind die Muscidae sexualdimorph, die Männchen holoptisch, die Weibchen dichoptisch. Ursprünglich (plesiomorph) ist offenbar die breite Stirn der Weibchen. Die Orbiten sind durch eine breite Stirnstrieme getrennt, auf der 1 Paar Kreuzborsten vorhanden sein können. Auf den Orbiten sind 2 reklinate und 1 proklinate ors und mehrere nach innen geneigte ori vorhanden. Ors und ori sind ursprünglich in einer fortlaufenden Reihe angeordnet. Bei einigen abgeleiteten Formen ist die Reihe der ori am Innenrand der mehr oder weniger verbreiterten Orbiten bis zur Höhe der Ozellen fortgesetzt. Die obersten ori stehen dann innen neben den ors (Fanniinae, die relativ abgeleiteten Gattungen der Muscini, die Gruppe[2] Stomoxyinae — Glossinidae — Pupipara). Die vorderste, proklinate ors ist sehr häufig reduziert. Erhalten ist sie nur bei den Achanthipterinae, bei den meisten Muscinae und im Grundplan der Cyrtoneurininae (Gattung *Polietina*). Bei wievielen Verwandtschaftsgruppen der Verlust der proklinaten ors unabhängig eingetreten ist, läßt sich noch nicht mit voller Sicherheit sagen. Fest steht, daß die Fanniinae die proklinate ors selbständig reduziert haben. Dasselbe dürfte für die gesamte Gruppe D_1, D_2 (siehe Abb. 53) gelten. Vorläufig ist es ungeklärt, ob die proklinaten ors der Achanthipterinae, Muscinae und Cyrtoneurininae *(Polietina)* derjenigen der Stechfliegengruppe homolog sind. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, daß die Stechfliegengruppe aus Vorfahren entstanden ist, bei der die eigentliche proklinate ors fehlte und die außen neben den ori stehenden, nach vorn gerichteten Borsten aus Börstchen hervorgegangen sind, die (wie in Textfig. 342, 336) zwischen, neben und vor den eigentlichen (reklinaten) ors auf den Orbiten vorhanden waren. Die Beantwortung dieser Frage wäre für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Stechfliegengruppe wichtig. Auf ähnlichem Wege ist es wohl bei manchen Muscinae (*Hydrotaea* spec., Muscini) zu einer Verdoppelung der proklinaten ors (die hier sicher in ursprünglicher Ausbildung erhalten ist) gekommen.

In seltenen Fällen (z. B. Textfig. 342) sind auch die reklinaten ors über die ursprüngliche Zahl von 2 hinaus vermehrt. Viel häufiger werden außer den proklinaten auch die reklinaten ors reduziert. Bei den meisten Coenosiinae und bei einigen Arten der Gattung *Limnophora* ist nur noch eine reklinate ors vorhanden. Selten fehlt auch diese. Bei der Gattung *Pygophora* scheint die verlorene vordere reklinate ors durch eine ori ersetzt worden zu sein, die wie die einzige erhaltene ors nach oben gebogen ist.

Bei den Männchen ist im Grundplan der Muscidae, bedingt durch die Vergrößerung der Augen, die Mittelstrieme der Stirn unterdrückt. Die Orbiten stoßen hier in der Mittellinie aneinander oder sind doch nur durch eine schmale Stirnstrieme getrennt. Auf den Orbiten sind nur ori vorhanden. Das ist an sich, im Vergleich zu den Weibchen, sicherlich ein abgeleiteter Zustand. In vielen Verwandtschaftsgruppen gibt es aber Männchen mit verhältnismäßig breiter Stirnstrieme. Solche Männchen müssen im Hinblick auf dieses Merkmal im Vergleich mit ihren nächsten Verwandten als abgeleitet gelten. Besonders interessant ist die geographische Variabilität dieses

[2] Diese Gruppe ist im folgenden oft kurz als „Stechfliegengruppe" bezeichnet.

Merkmals bei *Musca domestica.* Hier treten die Männchen mit der breitesten Stirn im Norden bzw. in den kälteren Klimagebieten auf, während bei tropischen Formen die Orbiten eng aneinanderstoßen. Das wirft einiges Licht auf die Frage nach der Herkunft der Art. Ähnlich ist es bei *Stomoxys calcitrans*, bei der die Stirn der Männchen im Vergleich zu tropischen Arten der Gattung ebenfalls verhältnismäßig breit ist. Soweit bekannt, gibt es hier aber keine geographische Variabilität.

In mehreren Verwandtschaftsgruppen kommt es zu einer vollständigen Übertragung der weiblichen Stirnbildung auf die Männchen. Hier haben die Männchen nicht nur eine breite Mittelstrieme, sondern auf den Orbiten auch die sonst nur für die Weibchen charakteristische Borstengarnitur. Je nachdem, ob in der betreffenden Verwandtschaftsgruppe bei den Weibchen nur die beiden reklinaten oder auch die proklinate ors erhalten ist, ist das dann auch bei den Männchen der Fall. Solche gynäkomorphen Männchen kommen vor bei den Fanniinae („Gattungen" *Euryomma, Platycoenosia, Piezura*), bei den Phaoniinae *(Rhynchopsilops, Syllegopterula, „Enoplopteryx"*-Gruppe der Gattung *Helina,* Gattung *Dialyta,* einige *Phaonia*-Arten), bei den Pupipara (alle Arten dieser Gruppe) und bei verschiedenen Teilgruppen der Gruppe D_2 (*„Spilogonoides"*-Gruppe der Gattung *Spilogona, Limnophora*-Untergattungen *Calliophrys, Pseudolimnophora* u. a., die gesamte *Lispe*-Gruppe und die Coenosiinae) und Phaoniinae. Da es sich hier um ein bequemes diagnostisches Merkmal handelt, sind die so ausgezeichneten Arten oder Artengruppen meist als besondere Gattungen *(Enoplopteryx, Spilogonoides,* auch *Syllegopterula* und *Rhynchopsilops)* von ihren nächsten Verwandten abgetrennt worden. In einigen Fällen handelt es sich wirklich um artenreiche, alte monophyletische Einheiten, die mit vollem Recht als Gattungen oder Gruppen noch höherer Rangstufe behandelt werden. In anderen Fällen aber zeigen morphologische Übergangsformen (*canicularis*-Gruppe der Gattung *Fannia*, die dem „Gattungs"-Komplex *Euryomma* — *Platycoenosia* — *Piezura* nahesteht) die näheren Verwandtschaftsbeziehungen an, die unberücksichtigt und unerkannt bleiben, wenn man die Arten mit breiter Stirn als besondere Gattungen von ihren nächsten Verwandten abtrennt. Van Emden (1951, p. 331) beschreibt von einer Art *(Limnophora aculeipes)* sogar zwei Subspecies, von denen die Männchen der einen *(L. a. aculeipes)* holoptisch, die der anderen (*L. a. eurymetopa* Emd.) dichoptisch sind. Die Unterscheidung von „Subspecies" entspricht bei van Emden zwar häufig nicht der sonst, z. B. bei Wirbeltieren, üblichen Praxis. Es dürfte sich bei den von ihm angeführten Formen aber doch höchstens um zwei nahe miteinander verwandte Arten handeln. Beachtung verdient, daß in einigen Fällen Arten der Gebirge *(Syllegopterula)* bzw. sogar Hochgebirge *(Rhynchopsilops, decussata*-Gruppe der Gattung *Phaonia)* oder nördlicher Gebiete (*„Spilogonoides"*-Arten) durch das in Frage stehende Merkmal ausgezeichnet sind. Van Emden, der über einen verhältnismäßig hohen Prozentsatz von Arten mit dichoptischen Männchen auf den von der Ruwenzori-Expedition beobachteten Gebirgen berichtet, schreibt dazu, es sei eine wohlbekannte Tatsache, daß bei Insekten in höheren Lagen eine Tendenz bestehe, das Fliegen aufzugeben, und daß eine Reduktion der Augengröße oft mit seßhafter Lebensweise („stationary habits") verknüpft sei. In anderen Fällen und besonders bei den relativ alten monophyletischen Gruppen (*Lispe* s. l., Coenosiinae) sind solche Beziehungen aber nicht erkennbar.

2. Fühler

Unterschiede in der Fühlerbildung sind bei den Muscidae ohne wesentliche Bedeutung für die Feststellung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. Den charakteristischen Spalt im 2. Fühlerglied haben die Muscidae mit allen anderen Calyptratae gemeinsam. Seine Entstehung hängt möglicherweise mit der Haltung der Fühler bzw. des 3. Fühlergliedes (nach unten statt nach vorn gerichtet) zusammen. Diese Frage, die nicht die Muscidae allein, sondern alle Calyptratae und einige Familien der Acalyptratae angeht, müßte aber noch genauer untersucht werden.

Was die Muscidae anbetrifft, so wäre es nicht uninteressant, zu wissen, ob die Länge der Fühlerborstenbehaarung Beziehungen zur Lebensweise hat. Nach LIEBERMANN (1925) ist eine lang behaarte (gefiederte) Fühlerborste vor allem bei Gruppen mit koprophiler Lebensweise vorhanden. Die Fiederhaare sollen die Sinnesorgane des 3. Fühlergliedes hier vor Verschmutzung schützen. Dieser Gedanke könnte wohl den Ausgangspunkt für eine genauere Untersuchung bilden. Auffällig ist aber, daß die einzige Gruppe, bei der die sehr langen Fiederhaare der Arista noch sekundär gefiedert sind, die Gattung *Glossina*, pupipar ist und daher keine koprophilen Larven besitzt. Die blutsaugenden Imagines kommen daher kaum mit verschmutzenden Substanzen in Berührung. Zwar gehört *Glossina* vielleicht in eine Verwandtschaftsgruppe, in der eine lang gefiederte Arista (wie bei den Stomoxyinae) zum Grundplan gehört. Diese könnte also bei *Glossina*, obwohl sie hier ihre Funktion verloren hat, erhalten geblieben sein. Das würde aber nicht die Weiterbildung bei *Glossina* erklären. Möglicherweise ist an einen Zusammenhang mit der Ablage der reifen Larve zu denken. Die Einbeziehung des verkürzten 3. in das 2. Fühlerglied bei den Pupipara ist ein diese Gruppe allein berührendes Spezialproblem.

3. Rüssel

Im Grundplan weicht der Rüssel der Muscidae nicht von dem der anderen Calyptratae ab. Die wichtigste Weiterbildung, die er im Rahmen dieser Gruppe erfährt, ist die Umgestaltung zum Stechrüssel der Wirbeltierblut saugenden „Stechfliegen" (Stomoxyinae, Glossinidae, Pupipara). Das ist aber eine Frage, die nur eine einzige Verwandtschaftsgruppe betrifft, und die Morphologie des Stechrüssels dieser Stechfliegengruppe ist auch verhältnismäßig gut untersucht, obwohl auch da noch einige wichtige Einzelfragen offen sind (siehe dazu im speziellen Teil, S. 79).

Die Imagines einiger anderer Teilgruppen der Muscidae sind räuberisch. Die Morphologie des Raubrüssels dieser Formen (*Lispe*-Gruppe, Coenosiinae, Limnophorinae) ist leider bisher ganz ungenügend bekannt. Eine genauere Untersuchung würde sicherlich wertvolle Hinweise auf die im einzelnen noch ungeklärten Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppe liefern.

Bei anderen Gruppen (namentlich manchen Artengruppen der Gattung *Phaonia*, bei der *Pogonomyia*-Gruppe der Muscinae u. a.) ist der Rüssel offenbar an den Blütenbesuch angepaßt. Das Haustellum ist bei diesen Formen mehr oder weniger schlank. Die Labellen sind bei solchen Formen oft verkleinert (knopfförmig) oder auch nach hinten verlängert, so daß der ganze Rüssel ein hakenförmiges Aussehen gewinnt (*Drymeia hamata*). Leider ist auch die Morphologie dieser Rüssel bisher nicht genauer untersucht worden.

Die Verlängerung des Rüssels bei gewissen Blütenbesuchern wirkt sich auf die ganze Kopfform aus: Der Mundrand, der normalerweise im Profil hinter dem Vorderrande der Stirn liegt, wird schnauzenförmig nach vorn gezogen (offenbar um dem langen Rüssel Platz in der „Mundöffnung" zu schaffen). Dadurch kommt es auch zu einer Verbreiterung der Wangen, die manchmal bei solchen Formen unten breiter sind als oben. Übrigens kann die Breite der Wangen auch durch die Größe der Augen beeinflußt werden.

Es scheint, daß eine Verlängerung des Rüssels in Anpassung an den Blütenbesuch besonders bei Hochgebirgstieren auftritt, von denen ja bekannt ist, daß sie bei der Bestäubung der Alpenpflanzen eine wichtige Rolle spielen. LINDNER & MANNHEIMS (1956, p. 122) haben die Vermutung ausgesprochen, das „vorgezogene Gesicht" bei verschiedenen Anthomyiiden und Musciden der Hochregion dürfte physiologisch zu deuten sein; es diene zur Vergrößerung der Körperunterseite, „die geeignet ist, möglichst viel Ausstrahlungswärme aufnehmen zu können ..." Wahrscheinlich aber ist sie nur eine Folge der Verlängerung des Rüssels in Anpassung an den Blütenbesuch. Die Beziehungen sind aber bisher noch nicht mit der wünschenswerten Klarheit herausgearbeitet worden.

4. Flügel

Der Flügel bietet nur wenig Anhaltspunkte für die Aufklärung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen der Muscidae. Zum Grundplan der Gesamtgruppe gehört die Verkürzung der Analader (cu_{1b} + 1 a), die den Flügelrand niemals erreicht.

Das Vorhandensein von Costa-Bruchstellen gehört dagegen offenbar zum Grundplan der gesamten Calyptratae, aus dem es in den der Muscidae übernommen worden ist. Von allgemeinerem Interesse ist die Rückbildung dieser Bruchstellen bei den Hippoboscidae. Während ursprüngliche Arten dieser Gruppe Costa-Bruchstellen in der für den Grundplan der Calyptratae und der Muscidae charakteristischen Ausbildung besitzen, fehlt bei den abgeleiteten Arten jede Spur von ihnen. Es kann wohl keinen Zweifel darüber geben, daß hier die Costa sekundär ihre Bruchstellen verloren hat und wieder vollständig geworden ist. Diese Tatsache räumt ein Hindernis aus dem Wege, das sonst der Annahme von der Monophylie der Pupipara entgegenzustehen schien: Auch bei den Streblidae ist, soweit sie überhaupt Flügel besitzen, keine Costa-Bruchstelle vorhanden. Diese können bei den Streblidae aber ebensogut verloren gegangen sein wie bei den meisten Hippoboscidae.

Eine Krümmung des Endabschnittes von m_1 und demzufolge eine Annäherung ihrer Mündung an die von r_{4+5} tritt in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen auf. Ihr Vorhandensein kann nur wenig zur Aufklärung von Verwandtschaftsbeziehungen beitragen.

Die Besonderheiten des Flügels der Fanniinae, Glossinidae, Hippoboscidae und Streblidae sind Eigentümlichkeiten (Autapomorphien) dieser Gruppen und werden bei diesen genauer besprochen.

5. Schüppchen (Squamae)

Der Größenunterschied der beiden Schüppchen (Thorax- und Flügelschüppchen) wechselt innerhalb enger Verwandtschaftsgruppen (z. B. bei den Arten der Gattungen *Fannia* und *Coenosia*). Seine phylogenetische Bedeutung ist undurchsichtig.

Eine verhältnismäßig große Bedeutung für die Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen wird von manchen Autoren der Form des Thorakalschüppchens zugeschrieben. Dieses ist im Grundplan der Muscidae und bei den meisten Arten schmal zungenförmig, bei einigen darin offenbar abgeleiteten Arten aber am Ende sehr breit und im ganzen kuppelförmig über die Region der Halteren und des Metathorakalstigmas gewölbt. Man kann sich schwer vorstellen, daß dies nicht irgendeine funktionelle Bedeutung haben sollte. Darüber sind aber bisher nicht einmal Vermutungen geäußert worden.

Van Emden hat dem Merkmal große Bedeutung beigemessen und das Vorhandensein eines breiten Thorakalschüppchens als sicheres Indiz für die Zugehörigkeit einer Art oder Artengruppe zu den Muscinae angesehen. Er scheint aber selbst schon Zweifel an der Richtigkeit dieser Ansicht empfunden zu haben, denn er führt (van Emden 1939) mehrere Paare von „Gattungen" an *(Pyrellia - Pyrellina, Xenosia - Xenosina, Morellia - „Trichomorellia", Gymnodia - Anaclysta)*, die nach allgemeiner Ansicht nahe miteinander verwandt sind, nach der Breite des Thorakalschüppchens aber weit voneinander getrennt werden müßten. Paterson (1959) wendet sich mit Recht gegen die Überbewertung dieses Merkmals. Ohne Zweifel ist die Verbreiterung des Thorakalschüppchens bei den Muscidae mehrmals unabhängig erfolgt. Das Merkmal hat daher nur eine beschränkte Bedeutung für die Aufdeckung phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen. Die Untersuchung seiner funktionellen Bedeutung wäre aber eine interessante Aufgabe.

6. Männlicher Kopulationsapparat

Das Abdomen, namentlich das Postabdomen, des Männchens hat nur bei den Glossinidae und den Pupipara im ganzen eine stärkere Umbildung erfahren, die ihrerseits offenbar eine Folge der Umbildung des weiblichen Abdomens ist. Das ist bei der Darstellung der betreffenden Gruppen genauer auseinandergesetzt.

Auch bei anderen Gruppen gibt es Ausbildungsformen des Postabdomens, die vom Grundplan mehr oder weniger stark abweichen. Aber auch hier handelt es sich weniger um allgemeine Tendenzen oder Trends, sondern mehr um Besonderheiten einzelner monophyletischer Gruppen. Dem Grundplan am nächsten stehen *Achanthiptera* und einige ursprüngliche Gattungen der Muscinae (z. B. *Polietes*). Von diesen Formen sollte man bei genaueren Untersuchungen der Morphologie des männlichen Kopulationsapparates der Muscidae (unter Berücksichtigung der Muskulatur) ausgehen.

Durch Konvergenz ist es bei mehreren Gruppen vor allem zur Reduktion des distalen Abschnittes des Aedeagus zu einem strukturlosen, membranösen Schlauch gekommen. Andere mehrfach unabhängig entstandene Veränderungen sind die Reduktion des Epiphallus und der Praegonite.

Stärker abweichende Kopulationsapparate, die einer besonderen, eingehenden morphologischen Untersuchung bedürften, besitzen die Fanniinae, die *Lispe*-Gruppe, die Gattung *Atherigona,* die Glossinidae und die verschiedenen Teilgruppen der Pupipara. Auch die Unterschiede bei den Coenosiinae (*Lispocephala*-Gruppe einerseits, *Coenosia*-Gruppe andererseits) müßten genauer untersucht werden. Das zum Teil exzessiv röhrenartig verlängerte Hypandrium mancher Arten der Gattung *Coenosia,* an dem der Aedeagus mit seinen Hilfsorganen als kleines Anhängsel sitzt, wäre einer besonderen Untersuchung wert.

Zum genaueren Verständnis des Grundplanes der Muscidae wäre es auch wichtig, die Beziehungen zwischen Hypandrium, Paralobi und Cerci zu untersuchen. Bei anderen Calyptratae (Calliphoroidea, Larvaevoridae, aber auch bei den Anthomyiidae?) liegt zwischen dem hinteren Arm des Hypandriums und den Paralobi ein besonderer Skelettstab, der „Processus longus". Bei den Muscidae habe ich ein solches Gebilde nicht gefunden. Hier steht der hintere Fortsatz des Hypandriums unmittelbar mit der Innenwand der Paralobi in Verbindung. Zwischen den Paralobi und den Cerci scheint bei anderen Calyptratae eine engere Verbindung zu bestehen als bei den Muscidae. Eine Aufklärung der Frage, welches der ursprüngliche, welches der abgeleitete Zustand ist, könnte Licht auf die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Hauptgruppen der Muscidae werfen.

Die Cerci sind im Grundplan der Muscidae offenbar zu einem unpaaren Gebilde („Mesolobus") miteinander verschmolzen. Mehrfach unabhängig ist es aber bei verschiedenen Teilgruppen durch Einschnitte vom ventralen Ende her wieder zu einer mehr oder weniger durchgehenden Trennung der beiden Komponenten gekommen.

7. Weibliches Legrohr

Zum Grundplan der Muscidae, ja wahrscheinlich zum Grundplan aller Calyptratae, gehört die Umbildung des weiblichen Postabdomens, d. h. der auf das 5. folgenden Abdominalsegmente, zu einem Legrohr, das in das letzte (5.) Segment des Praeabdomens eingezogen werden kann.

Im Grundplan, dem die Fanniinae offenbar noch am nächsten stehen, sind die Tergite des 6.—8. Segmentes und die Sternite des 6. und 7. Segmentes noch vollständig entwickelt. Das 8. Sternit ist aber in der Mitte geteilt und infolgedessen paarig. Die Cerci überragen als paarige, freie, rundherum chitinisierte und beborstete Anhänge das zur „Postgenitalplatte" umgebildete 9. Sternit. Die Stigmen des 6. und 7. Segmentes sind erhalten, liegen aber beide nebeneinander in den Seitenteilen des 6. Tergites.

Bei fast allen anderen Muscidae fehlen die beiden Stigmen des weiblichen Postabdomens völlig. Nur bei *Achanthiptera* ist das 6. Stigma erhalten. Es liegt aber hier frei in der Pleuralmembran zwischen dem Tergit und dem Sternit des 6. Segmentes.

Bei vielen Teilgruppen der Muscidae ist es, unabhängig, zu einer Verlängerung des weiblichen Legrohres gekommen, wahrscheinlich im Zusammenhang mit Veränderungen des Eiablagemodus. Bisher sind aber leider diese Zusammenhänge nicht klar erkennbar. Mit der Verlängerung des Legrohres geht eine Reduktion seiner Tergite parallel. Sie werden zu mehr oder weniger schmalen seitlichen Stäben reduziert.

HERTING (1957) hat bei den „Muscinae" (das sind bei ihm alle Muscidae außer den Fanniinae) mehrere „Typen" des Legrohres unterschieden. An diese Typen-Einteilung lassen sich interessante Betrachtungen über den Wert oder Unwert des Typus-Begriffes bei morphologischen und phylogenetischen Untersuchungen knüpfen. Es zeigt sich nämlich, daß man zu den von HERTING unterschiedenen Typen nur dann kommt, wenn man bestimmte „Merkmale" zur „Definition" der verschiedenen Legrohrtypen heranzieht. Legt man dagegen andere Merkmale zugrunde, dann kommt man zu einer anderen Typen-Einteilung, von der nicht einzusehen ist, warum sie a priori weniger richtig sein soll als diejenige HERTINGS. Meiner Ansicht nach kann nur diejenige Typen-Einteilung als fruchtbar angesehen werden, die sich mit der Einteilung der Muscidae in monophyletische Gruppen, d. h. also mit dem phylogenetischen System dieser Familie am besten zur Deckung bringen läßt.

Einer monophyletischen Verwandtschaftsgruppe (den Muscinae im Sinne der vorliegenden Arbeit) entspricht der *Hydrotaea*-Typ HERTINGS. Allerdings gehört „die etwas abseits stehende *Acanthiptera inanis* Fall." nicht, wie HERTING meint, hierher. Sie ist vielmehr, wenn man so will, Träger eines eigenen „Legrohr-Typs".

Auch der *Mydaea*-Typ HERTINGS entspricht einer monophyletischen Gruppe. Nahe verwandt mit dieser sind andere monophyletische Gruppen, die HERTING als Träger des *Limnophora*-, des *Spanochaeta*- und zum Teil auch des *Phaonia*-Typus ansieht. Alle zusammen bilden eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung, deren Legrohre durch die verkürzten Cerci ausgezeichnet sind. Nimmt man dies als typenbestimmendes Merkmal, so kann man die ganze Gruppe als Träger eines einheitlichen Legrohrtypus ansehen, dessen Grenzen allerdings zum Teil mitten durch die Typen-Einteilung HERTINGS hindurchgehen.

Ungeklärt ist die Frage, ob der *Phaonia*-Typ HERTINGS, nachdem die Legrohre mit verkürzten Cerci ausgeschieden sind, einer monophyletischen Gruppe entspricht. Er kommt bei einigen Phaoniinae, Cyrtoneurininae und bei den Stomoxyinae im Sinne der vorliegenden Arbeit vor. Wahrscheinlich ist, daß die Träger dieses Legrohrtypus (im Sinne der Typen-Einteilung HERTINGS) mit verschiedenen Trägern anderer Legrohrtypen näher verwandt sind.

Ein eigenes Problem bildet das Abdomen der Glossinidae und der Pupipara. Hier sind die Segmente 6 und 7 dem Praeabdomen, nicht dem Legrohr angegliedert. Stigmen sind in beiden Segmenten vorhanden. Über die Deutung dieses merkwürdigen Tatbestandes ist bei den genannten Gruppen näheres gesagt.

Weitere Einzelheiten über den Bau des Legrohres sind bei den einzelnen monophyletischen Teilgruppen der Muscidae angeführt.

Zum Grundplan der Muscidae gehören ohne Zweifel 3 Spermatheken. Reduktion der 3. Spermatheka ist bei verschiedenen Teilgruppen der Muscidae unabhängig erfolgt. Selbst bei den Fanniinae ist das offenbar mehrfach geschehen. Trotzdem dürfte eine genauere Untersuchung der Spermatheken noch manchen Hinweis auf phylogenetische Beziehungen ergeben.

B. Merkmale der frühen Metamorphosestadien

1. Ei

Man pflegt bei den Eiern der Muscidae den *Phaonia*-Typus und den *Musca*-Typus zu unterscheiden. Dem Grundplan entspricht offenbar der *Phaonia*-Typus. Er ist ausgezeichnet durch breite Flügel, die das dorsale Schlüpffeld seitlich begrenzen. Diese Flügel, die als breite Faltenbildungen des Chorions anzusehen sind, laufen beim *Phaonia*-Typus nach COLLIN (1948) streng parallel und sind vorn nicht in Fortsätze ausgezogen, sondern an ihrem Vorder- und Hinterende gleich ausgebildet. Das zwischen ihnen liegende Schlüpffeld ist eben, während die übrige, konvexe Oberfläche des Eies nach COLLIN gewöhnlich längsverlaufende Runzeln trägt. Nach HINTONS Untersuchungen der Schalenstruktur ist die Plastronbildung auf das zwischen den Flügeln liegende Schlüpffeld beschränkt.

Zweifellos abgeleitet ist der „*Musca*-Typ", bei dem das dorsale Schlüpffeld nur durch schwach ausgeprägte parallele Rippen begrenzt wird, die nicht als breite Flügel entwickelt sind. Die Plastron-Struktur erstreckt sich über die ganze Oberfläche des Eies. Sie ist also nicht auf das dorsale Schlüpffeld beschränkt. Dieser „*Musca*-Typ" scheint mindestens 2mal unabhängig, bei den Muscinae und bei den Stomoxyinae, entstanden zu sein. Es wäre wichtig, zu wissen, ob er noch häufiger (z. B. bei *Achanthiptera*) entstanden ist. Ebenso wichtig wäre es, seine möglicherweise stufenweise Herausbildung aus dem „*Phaonia*-Typ" klar herauszuarbeiten.

Ein weiterer Ei-Typus kommt bei den Mydaeinae (*Myospila, Hebecnema, Mydaea*) vor. Bei ihm divergieren nach COLLIN (1948) die Seitenflügel nach dem Vorderende, wo sie in spitze Fortsätze ausgezogen sind. Es wäre wichtig, zu wissen, wie weit dieser Ei-Typus bei den Mydaeinae verbreitet ist. *Graphomya,* die wahrscheinlich ursprünglichste Gattung der Mydaeinae, besitzt nach COLLIN Eier vom *Phaonia*-Typus. Das Ei von *Coenosia* gehört (nach der Beschreibung und Abbildung von LE ROUX & PERRON 1960) dem *Phaonia*-Typ an, während die Eier von *Lispe* nach COLLIN (1948) denen von *Mydaea* ähnlicher sind als denen von *Musca.*

Aus alledem geht hervor, daß es nicht genügt, die Eier der Muscidae nach äußeren, mehr oder weniger groben Merkmalen verschiedenen „Typen" zuzuordnen. Ähnlich wie beim Legrohr wird aber eine sorgfältige Untersuchung der Veränderungen, die der Grundplan bei verschiedenen Teilgruppen der Muscidae erfährt, zweifellos noch wichtige Aufschlüsse über phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen ergeben.

2. Larven

Der Grundplan der Muscidae entspricht dem der Cyclorrhaphen auch im Vorhandensein von 3 Larvenstadien. Nach THOMSON (1937) ist bei allen Muscidae mit karnivoren Larven die Tendenz zur Reduktion der frühen Larvenstadien (Wegfall des I., manchmal auch des II. Stadiums) vorhanden. Es wäre von großer Wichtigkeit, zu wissen, inwieweit das für umfangreichere monophyletische Gruppen gilt. Dadurch könnte unter Umständen Licht auf die zur Zeit noch recht undurchsichtigen Verwandtschaftsbeziehungen einiger dieser Gruppen (Mydaeinae, Phaoniinae, Cyrtoneurininae) fallen.

Auch in den morphologischen Unterschieden der 3 Larvenstadien weichen die Muscidae nicht vom Grundplan der Cyclorrhapha ab.

Im I. Stadium fehlen die Mundhaken. Hier ist nur ein medianes Dorsalsklerit vorhanden, das nach THOMSON dem Labrum homolog ist.

Das II. Stadium zeigt nach THOMSON größere Unterschiede. Labialsklerit und Angularsklerite z. B. können vorhanden sein oder fehlen. Leider ist bisher noch nicht zu erkennen, inwieweit diese Unterschiede für umfangreichere monophyletische Teilgruppen der Muscidae charakteristisch sind.

Was das III. Larvenstadium betrifft, so gibt es bei den Muscidae keine Art oder Artengruppe, die in allen Merkmalen dieses Stadiums dem Grundplan der Cyclorrhaphen oder dem der Calyptratae entspricht. Die Larven der Fanniinae haben ein ursprünglich gebautes Cephalopharyngeal-Skelett mit „normalen", getrennten Mundhaken und getrennten Dentalskleriten („Mundwinkelstücken"). In der allgemeinen Körperform, im Vorhandensein langer Dorsal- und Lateralfortsätze und in der Ausbildung der Hinterstigmen sind sie aber abgeleitet. Auf der anderen Seite sind die Larven der übrigen Muscidae (Gruppe A. 2) ursprünglicher in der allgemeinen Körperform, in der Papillengarnitur des Hinterendes und im Bau der Hinterstigmen. Abgeleitet aber sind sie im Bau des Cephalopharyngeal-Skelettes (sichelförmige Mundhaken, akzessorische Mundspangen, ? vereinigte Dentalsklerite). Für die Larven der unmittelbaren Vorfahren (d. h. der Stammart) aller rezenten Muscidae muß man Larven voraussetzen, bei denen die ursprünglichen Merkmale der Fanniinae neben den ursprünglichen Merkmalen der übrigen Muscidae (Gruppe A. 2) vorhanden waren. Für diese Larven (und das heißt: für die Grundplanlarve der Muscidae) können nach ROBACK

(1951) als einzige abgeleitete Merkmale das Fehlen der Parastomalfortsätze („hinteren Frontalsackspangen") und das Fehlen von „Fenstern" in den dorsalen Flügeln des „Basalstückes" angeführt werden.

Von großem Interesse ist es, daß bei den koprophagen Larven der Muscini und der Stomoxyinae im Bau des Cephalopharyngeal-Skelettes eine Rückkehr zu scheinbar ursprünglichen Merkmalen (Pseudoplesiomorphie) stattfindet (siehe darüber bei den genannten Gruppen).

Zum Grundplan der Musciden- wie der Cyclorrhaphenlarven gehört auch ein Filterapparat (Y-Rippen) im Pharynx. Nach Keilin und Thomson (1937) ist dieser, abgesehen von den rein sapro- und koprophagen Larven, die ihn selbstverständlich besitzen, auch bei den semikarnivoren Larven *(Muscina, Mesembrina, Polietes)* vorhanden, während er bei den obligatorisch karnivoren Larven reduziert ist. Da es keine Anzeichen dafür gibt, daß dieser Filterapparat je wieder auftreten kann, wenn er einmal reduziert wurde, wäre es sehr wichtig, zu wissen, inwieweit sein Fehlen für umfangreichere Gruppen (Phaoniini?, Mydaeinae?) charakteristisch ist. Das könnte die noch unsichere Begründung der Monophylie dieser Gruppen unter Umständen entscheidend sichern helfen.

Im Bau der Hinterstigmen sind offenbar 3 gerade Stigmenschlitze, die nach der Stigmennarbe hin konvergieren, für den Grundplan der Muscidae charakteristisch. Dieser weicht darin nicht vom Grundplan der Calyptratae bzw. der Cyclorrhapha ab. Bei verschiedenen Teilgruppen der Muscidae sind die hinteren Stigmenschlitze gebogen oder sogar kompliziert mäandrisch gewunden. Offenbar ist eine derartige Weiterbildung der hinteren Stigmenschlitze mehrfach unabhängig entstanden. Das gilt für die Muscini und die Stomoxyinae. Bei der Gattung *Neomusca* (Cyrtoneurininae) läßt sich nach der Darstellung von Aldrich (1923) die fortschreitende Veränderung in der Form der Stigmenschlitze sogar bei verschiedenen Arten beobachten. Für die Frage nach der Schwestergruppe der Stechfliegen wäre es unter Umständen wichtig, zu wissen, bei welchen Teilgruppen der Muscidae eine solche Form der Hinterstigmen-Schlitze sonst noch vorkommt.

II. Die monophyletischen Teilgruppen der Muscidae

Eine der sichersten Feststellungen, vielleicht die gesichertste, die man über das phylogenetische System der Muscidae treffen kann, ist die, daß zwischen den Fanniinae auf der einen Seite und der Gesamtheit aller übrigen Muscidae (vielleicht mit Einschluß der Glossinidae und der Pupipara — aber diese Frage ist noch nicht ganz geklärt) ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Die Frage, welchen Rang man diesen beiden Schwestergruppen zusprechen soll, bedarf besonderer Überlegungen, die im III. Teil der Arbeit vorgeführt werden sollen. Im folgenden sind zunächst die einzelnen engeren und weiteren monophyletischen Teilgruppen der Muscidae in ihrer hierarchischen Gliederung besprochen ohne Rücksicht auf die Frage, welchen absoluten Rang sie erhalten sollten.

Ganz unberücksichtigt bleiben müssen leider die von Silvestri (1920) beschriebenen „Prosthetosominae" mit den Gattungen *Epiplastocerus, Plastocerontus, Prosthetosoma* und *Tetraplastocerus*, von denen bisher nur Larven bekannt sind. Bei dieser Gruppe steht noch nicht einmal fest, daß sie wirklich zu den Muscidae gehört.

Die Abbildungen, die Silvestri vom Cephalopharyngeal-Skelett der Larven gibt, scheinen zu zeigen, daß die Mundhaken etwas sichelförmig sind und daß die Parastomalfortsätze (= hinteren Frontalsackspangen) fehlen. Das würde dafür sprechen, daß die „Prosthetosominae" doch zu den Muscidae, und zwar zu der in Abb. 53 als A. 2 bezeichneten Gruppe (Muscidae nach Ausschluß der Fanniinae) gehören. Leider ist aus Silvestris Abbildungen nicht zu erkennen, ob akzessorische Mundspangen vorhanden sind.

Über die Stellung der Gattung *Mydaeina* (eine nearktische Art) habe ich keine begründete Vermutung.

Von der Gattung *Ruttenia*, die von verschiedenen Autoren (Séguy 1937, Zumpt 1962) zu den Muscidae gestellt wird, liegt mir leider nur ein Männchen vor. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, daß sie zu den Muscidae gehört. Van Emden (1942, p. 673, Fußnote) macht auf verschiedene Übereinstimmungen aufmerksam, die zwischen *Ruttenia* und der *Oestrus*-Gruppe bestehen. Karl (1935, p. 31) stellt auch *Mesembrinella* zu den „Muscinae". Die Gattung gehört aber zu den Calliphoridae.

A. 1. Fanniinae

Die Monophylie der Fanniinae ist ausgezeichnet begründet. Die folgenden sicheren apomorphen Merkmale können angeführt werden:

1. Die Subcosta (sc) entfernt sich nach einer subbasalen Biegung in ziemlich geradem Verlauf von r_1 (Textfig. 7).

   Auf dieses Merkmal hat Herting (1957) aufmerksam gemacht. Da bei allen anderen Muscidae (Gruppe A. 2) ebenso wie bei den Anthomyiidae die Subcosta sich hinter der subbasalen Biegung zunächst wieder dem Radius (r_1) nähert und erst nach einer 2. Biegung, die einer schwielenartigen Verdickung von r_1 gegenüberliegt, der Costa zustrebt, muß der abweichende Verlauf der sc bei den Fanniinae zweifellos als abgeleitetes Merkmal angesehen werden.

2. Bogenförmige Krümmung von 2 a; Verkürzung von $cu_{1b} + 1a$ (Textfig. 7).

   Die „Analader" ($cu_{1b} + 1a$) ist verhältnismäßig stark verkürzt, die 2. Analader (2 a) im Basalabschnitt auffällig stark nach dem Flügelrande hin ausgebuchtet. Im weiteren Verlauf umgreift sie nahezu das freie Ende von $cu_{1b} + 1a$ und setzt sich dann sehr nahe der Linie, in der man die Fortsetzung von $cu_{1b} + 1a$ suchen würde, nach dem Flügelrande hin fort.

3. Verlust der proklinaten ors beim Weibchen (Textfig. 4).

   Im Grundplan sind die Fanniinae auch im Bau der Stirn zweifellos sexualdimorph; d. h., die Augen der Männchen sind groß, die Mittelstrieme der Stirn ist ganz oder fast ganz unterdrückt, auf den schmalen Orbiten sind nur die ori, aber keine ors (vielleicht mit Ausnahme der obersten ors, siehe S. 14) vorhanden. Bei den Weibchen sind die Augen kleiner, die Orbiten durch eine verhältnismäßig breite Mittelstrieme getrennt, ors sind vorhanden. Es fehlt aber die proklinate ors, die zweifellos zum Grundplan der Muscidae gehört. Die beiden erhaltenen reklinaten ors sind lang und kräftig, nach oben oder (häufiger) nach außen, über die Augen, gekrümmt. Das gilt besonders für die vordere Borste, die überdies von der hinteren ziemlich weit entfernt, fast in der Mitte der Stirn, steht.

4. Orbiten beim Weibchen verbreitert (Textfig. 4).

   Eines der charakteristischsten Merkmale der Weibchen der Fanniinae sind die stark verbreiterten Orbiten mit ihren konvexen Innenrändern. Die ori, die im Grundplan der Muscidae in einer Reihe mit den ors stehen, setzen sich bei den Weibchen der Fanniinae innen neben diesen fast bis zur Höhe des Ozellendreiecks fort. Dieses Merkmal kommt auch bei vielen Muscidae s. str. (Gruppe A. 2) vor, ist hier aber zweifellos unabhängig entstanden.

   Recht interessant ist die sekundäre Verschmälerung der Orbiten bei der holarktischen *fuscula*-Gruppe und vor allem bei manchen südamerikanischen *Fannia*-Arten. Bei ihnen sind infolge dieser Verschmälerung die ori dicht an die ors heran-, fast zwischen diese hineingedrängt.

5. Mittelschienen (t_2) der Männchen in der Endhälfte verdickt und hier auf der Innenseite mit dichter Pubeszenz.

   Es ist dies (abgesehen vom Bau des Kopfes, der schon erwähnt wurde) nicht das einzige sekundäre Geschlechtsmerkmal der Männchen der Fanniinae. Während aber die sonstigen sekundären Geschlechtsmerkmale jeweils auf bestimmte Artengruppen beschränkt sind, kommt die Verdickung und Pubeszenz der Mittelschienen ohne Ausnahme bei allen Arten vor. Sie gehört, als abgeleitetes Merkmal, zweifellos zum Grundplan der Gruppe.

6. Praegonite reduziert.

   Dieses Merkmal hat Chillcott entdeckt. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß 2 Fortsätze am Hypandrium des Männchens von *Fannia anthracina* Walk. (Südchile) als Rudimente der Praegonite zu deuten sind (Abb. 1).

7. Aedeagus membranös; Epiphallus fehlt (Abb. 1, 2).

   Nach Chillcott ist der Aedeagus der Fanniinae meist völlig membranös und schwer zu erkennen. Nur bei der *glaucescens*-Gruppe und bei den sogenannten Gattungen *Euryomma, Piezura* und *Platycoenosia* ist er deutlich sklerotisiert. Das dürfte aber, wie Chillcott sicherlich mit Recht an-

nimmt, eine sekundäre Erscheinung sein. Da andererseits bei vielen relativ ursprünglichen Muscidae Aedeagus-Formen vorkommen, die stark an den Aedeagus der Calliphoroidea erinnern, dürfte die Rückbildung der ursprünglichen Struktur des Aedeagus zweifellos ein abgeleitetes Grundplan-Merkmal der Fanniinae sein. Reduktion der distalen Teile des Aedeagus zu einem strukturlosen membranösen Schlauch kommt übrigens, zweifellos unabhängig entstanden, auch bei zahlreichen anderen Teilgruppen der Muscidae vor.

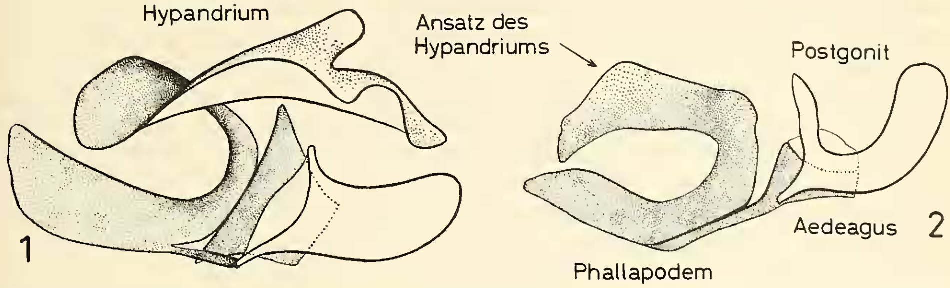


Abb. 1 und 2. Innerer männlicher Kopulationsapparat von *Fannia anthracina* Walk. (1; Südchile) und *F. manicata* Meig. (2; Hypandrium entfernt).

8. Stellung der Posterodorsalborste (pd) auf den Hinterschienen (t_3).
   Van Emden (1941, p. 273—274) legt großen Wert auf die Tatsache, daß bei den Fanniinae die submediane Borste auf der Hinterseite der Hinterschiene sich in genau dorsaler und nicht in posterodorsaler Stellung befindet. Da diese Borste anscheinend derjenigen posterodorsalen Borste homolog ist, die bei *Phaonia* und einigen verwandten Gattungen als Calcar bezeichnet wird, und da diese Borste überall, wo sie vorhanden ist, auch bei den Anthomyiidae, in posterodorsaler Stellung steht, kann ihre dorsale Stellung bei den Fanniinae wohl als apomorphes Merkmal dieser Gruppe anerkannt werden.

9. Lateralfortsätze der Larven.
   Die äußere Gestalt der Larven der Fanniinae ist außerordentlich charakteristisch. Die Larven sind etwas depreß (asselartig abgeplattet) und besitzen mehrere Reihen meist verzweigter Fortsätze. Chillcott (1960) beschreibt die auf den einzelnen Segmenten vorhandenen Fortsätze. Aus seiner Darstellung geht aber nicht ganz deutlich hervor, welche davon zum Grundplan der Gruppe gehören und welche nicht. Zweifellos wird eine genauere Kenntnis der Larven manches zur Aufklärung der bisher noch undurchsichtigen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen der Fanniinae beitragen können. Die Abplattung und die beschriebenen Fortsätze der Larven sind einzigartig unter den Schizophora. Hätte es jemals jemand als Aufgabe empfunden, die Schizophora allein nach der morphologischen Ähnlichkeit ihrer Larven zu klassifizieren, dann wäre den Fanniinae sicher eine bedeutende Sonderstellung eingeräumt worden.

10. ? Hinterstigmen der Larven.
   Die Hinterstigmen der Larven liegen auf mehr oder weniger deutlich ausgebildeten Trägern, und die Stigmenplatte ist oft zwischen den einzelnen Stigmenöffnungen am Rande mehr oder weniger tief eingeschnitten (Textfig. 15). Bei *Fannia manicata* (siehe auch Textfig. 14) sind aber die Stigmenträger kaum deutlich. Die Frage, welche Ausbildungsform die Hinterstigmen im Grundplan der Fanniinae haben, ist noch nicht hinreichend geklärt.

Ursprünglicher als die aller anderen Muscidae sind die Larven der Fanniinae im Bau des Cephalopharyngeal-Skelettes, das nicht wesentlich vom Cephalopharyngeal-Skelett der saprophagen Larven der Anthomyiidae abweicht. Lediglich die Parastomalfortsätze fehlen bei den Fanniinae wie bei allen anderen Muscidae und wie bei den Calliphoroidea.

Ursprünglicher als bei allen anderen Muscidae ist auch das Vorhandensein der beiden Stigmen des weiblichen Postabdomens (Abb. 8). Da das 7. Stigmenpaar bei den Fanniinae, wie bei den meisten Calyptratae, bei denen es erhalten ist, weit vorn, im gleichen Segment wie das 6. Stigmenpaar, liegt, hat Chillcott (l. c., p. 15, Fig. F) das nun stigmenfreie Segment, zu dem es eigentlich gehört, als 8. Segment gedeutet. Die Lage der Genitalöffnung beweist aber, daß die von Chillcott als 8. und 9. gedeuteten Segmente in Wirklichkeit das 7. und 8. Segment sind, wie Herting (1957) richtig annimmt.

Die funktionelle Bedeutung der oben unter 1—8 angeführten apomorphen Grundplanmerkmale der Fanniinae ist unbekannt. Man hat allerdings den Eindruck, daß die unter 1 und 2 angeführten Merkmale untereinander und mit der charakteristischen Dreiecksgestalt des Flügels zusammenhängen. Es scheint, daß die charakteristische Ausbuchtung der Basalhälfte von 2a durch eine Verbreiterung des hinteren Analfeldes zustande gekommen ist. Von den Wachstumsvorgängen in diesem Flügelbezirk könnte auch cu_{1b} + 1a erfaßt und nach hinten verschoben worden sein. Sie bzw. ihr Endabschnitt geriet dadurch in die Nähe der 2a, deren nicht beeinflußter Endabschnitt seine ursprüngliche Lage beibehielt. Für den Endabschnitt der cu_{1b} + 1a fehlte daher der Platz. Dadurch würde sich die Verkürzung der cu_{1b} + 1a und ihre Umfassung durch die bogenförmig gekrümmte 2a erklären. Vielleicht hat auch die Abdrängung der sc von r_1 (Merkmal 1) irgendeine funktionelle Bedeutung, die mit der Verbreiterung der Basalregion des Flügels zusammenhängt. Die Dreiecksgestalt des Flügels scheint auch durch eine leichte Verschmälerung der Spitzenregion mitbedingt zu sein, die manchmal zu einer Annäherung der Mündungen von r_{4+5} und m_1 führt.

Es liegt nahe, die eigenartig dreieckige Flügelform (Textfig. 7) mit den Paarungsflügen der Männchen in Verbindung zu bringen. Solche Paarungsflüge kommen zwar auch bei vielen anderen Muscidae vor. Es scheint aber, daß die Männchen der Fanniinae sich durch die Fähigkeit zu ruckartigen Richtungsänderungen während des Fluges auszeichnen, eine Fähigkeit, die ja durch *Fannia canicularis* L., die „Kronleuchterfliege", besonders bekannt ist. Der Gedanke an einen derartigen Zusammenhang, der vorerst allerdings rein hypothetisch ist, wird noch dadurch unterstützt, daß die Weibchen wenigstens einiger Arten deutlich breitere, „normalere" Flügelformen haben (*F. polychaeta* Stein). Auch bei diesem Flügel stimmt allerdings das Geäder mit dem der Männchen (Merkmale 1 und 2) überein. Das könnte dadurch zu erklären sein, daß die Merkmale zunächst bei den Männchen und in Anpassung an deren Lebensweise entstanden und dann später auf die Weibchen übertragen wurden. Hier liegen weite und interessante Aufgaben für Beobachtungen, die zunächst einmal zu klären hätten, inwieweit z. B. Paarungsflüge mit ruckartigen Richtungsänderungen für alle Fanniinae charakteristisch sind oder ob sie wenigstens zum Grundplan dieser Gruppe gehören. Auch wäre zu klären, inwieweit sich die Weibchen in ihrer Flugweise von den Männchen unterscheiden und ob hier verschiedene Arten sich verschieden verhalten.

Was die eigenartige, oben beschriebene Gestalt der Larven (Merkmal 9) anbetrifft, so weist Chillcott darauf hin, daß die in Pilzen lebenden Platypezidae und Phoridae ähnliche Larvenformen besitzen und daß auch die Fanniinae häufig in Pilzen vorkommen. Er hält es daher für möglich, daß die lateralen Fortsätze eine besondere Anpassung der Larven an diese Lebensweise darstellen. Die Fanniinae wären demnach ursprünglich Pilzfliegen gewesen. Die Bindung mancher Arten an Hymenopterenbauten und Wirbeltiernester müßten dann ebenso als abgeleitete Erscheinung („Apoökie") gedeutet werden wie die breite Euryökie anderer Arten (z. B. *Fannia canicularis*). Das wäre eine interessante Parallele zu den Gattungen *Musca* und *Stomoxys*, bei denen sich auch die besonders euryöken Arten (z. B. *Musca domestica* und *Stomoxys calcitrans*) aus der engen Bindung (Koprophagie in diesem Falle) gelöst zu haben scheinen, die für den Grundplan dieser Gattungen charakteristisch ist. Welche Bedeutung die Fortsätze für das Leben der Pilzfliegen-Larven haben könnten, ist vorerst aber noch völlig unklar.

Untergliederung der Fanniinae

So sicher die Monophylie der Fanniinae begründet ist, so undurchsichtig ist bisher noch deren Untergliederung. Daß wir jetzt wenigstens in gewissen Umrissen die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Fanniinae erkennen können, ist das Verdienst von Chillcott.

Das wichtigste Ergebnis seiner Arbeit ist die Erkenntnis, daß die Unterscheidung der „Gattungen" *Fannia, Euryomma, Piezura, Platycoenosia* und *Coelomyia* nicht den tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen entspricht. *Fannia* ist ohne Zweifel eine paraphyletische Gruppe. Die anderen „Gattungen" sind, teils einzeln *(Coelomyia)*, teils zusammengenommen *(Euryomma-Piezura-Platycoenosia)* mit verschiedenen Artengruppen von *Fannia* näher verwandt. Für *Coelomyia* war das schon früher vermutet worden. Zu den gesichertsten Ergebnissen von CHILLCOTT gehört die Feststellung, daß *Coelomyia* mit der *serena*-Gruppe von *Fannia* eine monophyletische Einheit bildet. Auch die Annahme einer nahen Verwandtschaft des Komplexes *Euryomma-Piezura-Platycoenosia* mit der *canicularis*-Gruppe von *Fannia* ist wahrscheinlich gut begründet.

In den weiteren Einzelheiten sind die Ausführungen CHILLCOTTS zum Teil problematisch.

Zu den wichtigsten Voraussetzungen für die Feststellung phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen gehört die Kenntnis einer genügend großen Anzahl von Merkmalen, die in verschiedenen Transformationsstufen (plesiomorph und apomorph) vorkommen. CHILLCOTT gibt eine Tabelle von 76 Merkmalen, bei denen er „primitive" und „advanced" unterscheidet. Aber die Unterschiede der Merkmalszustände sind manchmal so trivial, daß man schwerlich sicher sein kann, daß die Merkmalsentwicklung nur in einer, und zwar in der von CHILLCOTT angenommenen Richtung verlaufen sein muß. Das gilt z. B. für die nicht wenigen Angaben, die sich auf die Färbung und Bestäubung beziehen. In anderen Fällen halte ich CHILLCOTTS Deutung für anfechtbar, so, wenn er eine behaarte Propleura als „primitive", eine nackte als „advanced" ansieht. Die Tatsache, daß eine behaarte Propleura nur bei 2 von den etwa 200 bekannten Arten vorkommt, spricht entschieden für die umgekehrte Deutung. Auch der Besitz von nur 2 (statt 3) Sternopleuralborsten dürfte eher abgeleitet als ursprünglich sein. In noch anderen Fällen widerspricht CHILLCOTT sich selbst: In der Tabelle bezeichnet er ein lineares Thorakalschüppchen als „primitive", ein vergrößertes und vorstehendes als abgeleitet („advanced"). Auf S. 32 aber heißt es von der *serena*-Gruppe: „Characterized by the reduction (?) of the lower squama to a slender fringe." Das ist sicherlich die richtige Deutung. Auf S. 14 wird angegeben, daß bei der *canicularis*-Gruppe der Processus bacilliformis (siehe darüber unten) primär fehlt („such a process has apparently never been present"), aber p. 30 heißt es von derselben Gruppe: „in this line the bacilliform process was lost".

Aus seiner Tabelle hat CHILLCOTT 33 Merkmale ausgewählt und danach eine „Matrix table of indexes of divergence" für die von ihm unterschiedenen Gattungen, Arten, Gruppen und Untergruppen aufgestellt. Diese hat er dann auch in „a dendrogramm or phylogenetic tree" umgezeichnet. Dieser „Stammbaum" drückt aber nicht die phylogenetische Verwandtschaft, sondern den Grad der morphologischen Ähnlichkeit der Artengruppen aus und ist daher nicht das, was wir einen Stammbaum im eigentlichen Sinne nennen. CHILLCOTT selbst spricht (p. 29) von „multidimensional relationships" und den Schwierigkeiten, diese in einem zweidimensionalen Diagramm darzustellen. Dies allein schon zeigt, daß „relationship" bei ihm nicht phylogenetische Verwandtschaft bedeuten kann. Da aber die morphologische Ähnlichkeit zwar auf Konvergenz und Symplesiomorphie, aber auch auf Synapomorphie beruhen kann, dürften wenigstens diejenigen Artengruppen CHILLCOTTS, bei denen die zuletzt genannte Kategorie von Übereinstimmungen deutlich vorzuliegen scheint, wirklich monophyletische Gruppen sein. Das gilt für die *fuscula*-Untergruppe (Sternopleuraldorn), die *serena*-Gruppe einschließlich *Coelomyia* (Thorakalschüppchen zu einem schmalen Band reduziert), die *minutipalpis*-Gruppe (Palpen verkürzt), die *benjamini*-Gruppe (Fühler und Palpen gelb, Larve, soweit bekannt, mit nur 3 Knospen an den Vorderstigmen, geschlossenes Verbreitungsgebiet), wohl auch die *canicularis*-Gruppe (einschließlich *Euryomma- Piezura, Platycoenosia;* siehe unten) und vielleicht noch andere.

Aufgabe der Zukunft wäre es, zunächst die anderen von CHILLCOTT unterschiedenen Artengruppen, für die bisher keine eindeutigen apomorphen Merkmale bekannt sind, daraufhin zu untersuchen, inwieweit sie als monophyletische Gruppen gelten können.

Von besonderer Bedeutung wäre die sichere Beantwortung der Frage, ob zwischen der *canicularis*-Gruppe (einschließlich *Euryomma, Piezura* und *Platycoenosia*) und allen übrigen Arten der Gattung *Fannia* (einschließlich *Coelomyia*) wirklich ein Schwestergruppenverhältnis besteht, wie es nach der Arbeit von CHILLCOTT scheint.

Diese Annahme ist zur Zeit noch recht unsicher begründet. Als einziges apomorphes Gruppenmerkmal der *canicularis*-Gruppe s. l. kann das Fehlen der 3. Spermatheka angegeben werden. Zum Grundplan der Fanniinae gehören noch 3 Spermatheken. Reduktion auf 2 kommt bei vielen Verwandtschaftsgruppen der Muscidae vor und ist nach CHILLCOTT offenbar auch bei den Fanniinae mehrmals unabhängig erfolgt. Der Besitz von nur 2 Spermatheken könnte also auch bei den Arten der *canicularis*-Gruppe auf Konvergenz beruhen. Vielleicht spricht gegen diese Annahme aber die Tatsache, daß sich nach CHILLCOTT (p. 26) die Spermatheken der *canicularis*-Gruppe von denen aller anderen Fanniinae unterscheiden:

"The *canicularis*-Group is unique in having the spermathecae spherical or slightly barrel-shaped, the duct base being weekly sclerotized and straight. In all other groups the spermathecae are spherical or pear-shaped or elongate tapering, and as the increase in length occurs, the surface changes from smooth to corrugated, and the apical dimple develops. In all of these groups, the duct base is curved and swollen."

Das spricht wohl dafür, daß der Verlust der 3. Spermatheka bei den Arten der *canicularis*-Gruppe nicht durch Konvergenz entstanden, sondern als Synapomorphie zu deuten ist.

Als Unterstützung der Annahme von der Monophylie der *canicularis*-Gruppe s. l. kann man vielleicht auch die Sklerotisierung (Resklerotisierung) des inneren männlichen Kopulationsapparates ansehen. CHILLCOTT drückt sich hier etwas unbestimmt aus („the aedeagus or the postgonites became sclerotized"), so daß nicht klar erkennbar ist, welcher Grad von Sklerotisierung für den Grundplan der *canicularis*-Gruppe anzunehmen ist.

Für den größten Teil der *canicularis*-Gruppe ist auch die Übertragung der weiblichen Stirnbildung auf die Männchen charakteristisch. Sie beschränkt sich bei der „*canicularis*-Untergruppe" und bei *Piezura* auf das Vorhandensein der obersten ors auch beim Männchen, während bei *Euryomma* und *Platycoenosia* bei beiden Geschlechtern beide ors entwickelt sind. Nur bei der *pusio*-Untergruppe ist der Sexualdimorphismus noch vollkommen: Nur hier sind (wie bei allen anderen, nicht zur *canicularis*-Gruppe gehörenden Fanniinae) beim Männchen keine ors vorhanden.

Ich war früher geneigt, die Übereinstimmung der Stirnbildung in beiden Geschlechtern, dort wo sie bei den Fanniinae vorkommt, für ein ursprüngliches Merkmal zu halten. Auch CHILLCOTT (p. 9) meint, daß „in the primitive species, particularly in the genera *Euryomma* and *Platycoenosia* and in the *Fannia glaucescens* subgroup, the primitive dichoptic condition persists in the male". Ich halte es heute für höchst wahrscheinlich, daß diese Deutung unrichtig ist.

Bei den weitaus meisten Muscidae und Calliphoroidea sind die Weibchen dichoptisch, die Männchen holoptisch (ohne ors). Bei der Stirnbeborstung läßt sich aber eine deutliche Entwicklung erkennen, so daß die Weibchen mehrerer Verwandtschaftsgruppen der Muscidae durch die Zahl der erhaltenen ors gut charakterisiert sind. In fast allen diesen Verwandtschaftsgruppen kommen aber kleinere Artengruppen vor, bei denen beide Geschlechter in der Stirnbildung übereinstimmen, d. h. vor allem, bei denen auch die Männchen die sonst in der betreffenden Gruppe für die Weibchen charakteristische Zahl und Anordnung der ors besitzen. Das Fehlen des Sexualdimorphismus in allen diesen Fällen als ursprüngliches Merkmal zu deuten, würde auf unabsehbare Schwierigkeiten stoßen. Zwanglos erklärt es sich aber dann, wenn wir für den Grundplan der Anthomyiidae, Muscidae und Calliphoroidea Sexualdimorphismus

(Weibchen dichoptisch, Männchen holoptisch, ohne ors) annehmen und daraus die Folgerung ableiten, daß der Sexualdimorphismus dort, wo er fehlt, durch Übertragung der weiblichen Stirnbildung auf die Männchen sekundär aufgehoben worden ist.

Das dürfte auch für die *canicularis*-Gruppe (einschließlich *Euryomma*, *Piezura*, *Platycoenosia*) gelten, wobei die *canicularis*- und *glaucescens*-Untergruppe von „*Fannia*" sowie *Piezura* den Anfangs-, *Euryomma* und *Platycoenosia* den Endzustand der Entwicklung repräsentieren würden. Der ursprüngliche, dem Grundplan völlig entsprechende Sexualdimorphismus wäre nur bei der *pusio*-Untergruppe erhalten geblieben, die übrigens auch in Chillcotts Zeichnung (Fig. I) der Gesamtheit aller übrigen Angehörigen dieser Verwandtschaftsgruppe (*canicularis*-Gruppe s. l.) gegenübergestellt ist. Die große Übereinstimmung, die zwischen der *pusio*-Untergruppe und der Gattung *Azelia* (Muscinae; früher oft wegen dieser Ähnlichkeit zu den Fanniinae gestellt) im Habitus und in der Abdominalzeichnung besteht, dürfte auf Symplesiomorphie beruhen.

Die verschiedenen, für sich genommen nicht unbedingt zwingenden Indizien, die für die Monophylie der *canicularis*-Gruppe s. l. (einschließlich *Euryomma*, *Piezura*, *Platycoenosia*) sprechen, würden an Beweiskraft gewinnen, wenn es gelänge, die Gesamtheit aller übrigen, nicht zur *canicularis*-Gruppe gehörenden Fanniinae ihrerseits als monophyletische Gruppe sicher zu begründen. Das ist aber auch noch nicht möglich. Als apomorphes Grundplanmerkmal dieser Gruppe könnte bisher allenfalls der „Processus bacilliformis" (Chillcott) genannt werden. Nach Chillcott (p. 15—16) ist das betreffende Gebilde wahrscheinlich eine „Modifikation" des stabförmigen Sklerites, das bei anderen Calyptraten — er denkt hier vermutlich vor allem an *Calliphora* — das Hypandrium mit Cercus und Surstylus verbindet. Innerhalb der Fanniinae ist nach Chillcott der sonst meist korkzieherartig gewundene (Abb. 5, 7), manchmal aber auch gerade oder einfach gebogene Fortsatz bei „*Coelomyia*" und einigen nicht näher miteinander verwandten „*Fannia*"-Arten mehr oder weniger vollständig reduziert. Aber „in the *canicularis* group, and in the genera *Euryomma*, *Platycoenosia*, and *Piezura*, such a process has apparently never been present" (p. 14). Hier wäre sein Fehlen demnach ein ursprüngliches Merkmal. An anderer Stelle (p. 30) aber gibt Chillcott für eben dieselbe *canicularis*-Gruppe s. l. an: „The bacilliform process was lost."

Die Frage, ob ein Processus bacilliformis zum Grundplan der Fanniinae gehört und bei der *canicularis*-Gruppe s. l. sekundär verlorengegangen ist oder ob er bei dieser Gruppe primär fehlt, und sein Vorhandensein bei allen nicht zu dieser Gruppe gehörenden Fanniinae als apomorphes Merkmal angesehen werden muß, ist von weittragender Bedeutung. Bei ihrer Beantwortung liegt die Entscheidung darüber, ob zwischen der *canicularis*-Gruppe und allen übrigen Fanniinae ein Schwestergruppenverhältnis angenommen werden muß oder nicht.

Ohne ausgedehnte Spezialuntersuchungen wird sich diese Frage nicht beantworten lassen. Mir scheint es aber bedeutungsvoll, daß, nach einigen Stichprobenuntersuchungen zu urteilen, der lange hintere Fortsatz des Hypandriums bei den Muscidae s. str. (Gruppe A_2: Abb. 3) mit der breiten Basis der Innenwand des Surstylus direkt in Verbindung zu stehen scheint. Ein besonderer „Processus longus", wie ihn Graham-Smith von *Calliphora* beschreibt, ist nicht (oder selten?) abgegliedert. Jedenfalls ist es so bei *Azelia triquetra* Meig. (Abb. 3), und auch viele meiner Abbildungen des Hypopygiums (1955—1964) zeigen, daß mindestens viele andere Muscidae darin mit *Azelia* übereinstimmen. Genauso ist es bei der *canicularis*-Gruppe trotz des im übrigen hier besonders stark spezialisierten Kopulationsapparates (untersucht wurden *Fannia canicularis* und *F. leucosticta*, die noch freie Postgonite besitzt). Bei den nicht zur *canicularis*-Gruppe gehörenden Fanniinae (untersucht wurden *F. manicata* und *F. anthracina*) ist von der Basis der Innenwand der Surstyli ein Skleritstück abgegliedert, das nach der Ventralseite hin korkzieher- oder hakenartig ausgezogen ist. Es liegt als Schaltstück zwischen dem langen Arm des Hypandriums, einem Fortsatz der Cerci und der Innenwand der Surstyli, mit der es nicht gelenkig, sondern membranös verbunden zu sein

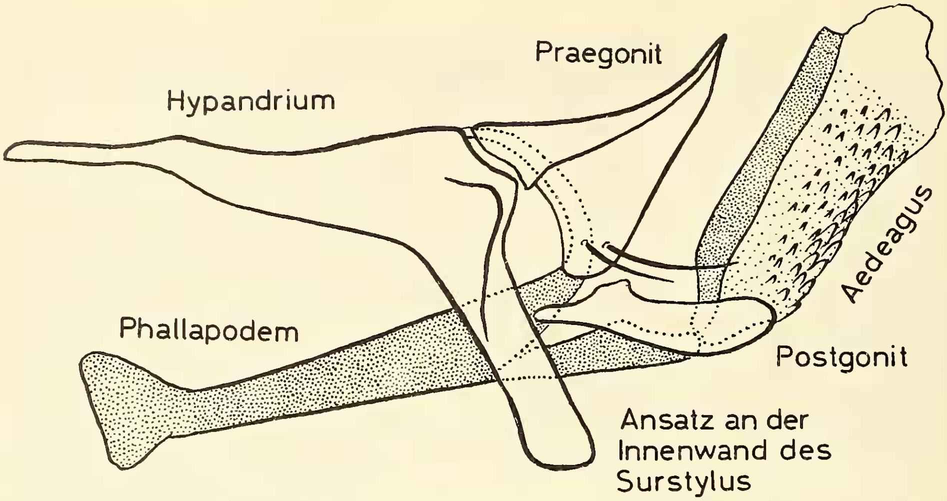


Abb. 3. Innerer männlicher Kopulationsapparat von *Azelia triquetra* Meig.

scheint, wie es seiner offensichtlichen Herkunft entspricht (Abb. 5, 7). Nichts spricht dafür, daß diese Abgliederung bei der *canicularis*-Gruppe rückgängig gemacht worden ist. Es scheint sich also wirklich um ein apomorphes Merkmal der Fanniinae s. str. zu handeln. Zwischen diesen und der *canicularis*-Gruppe s. l. scheint demnach wirklich ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen.

Obwohl das beschriebene Schaltstück bei den Fanniinae seiner Lage und Herkunft nach dem „Processus longus" der Calliphoridae entspricht, kann es nicht ohne weiteres als diesem homolog bezeichnet werden. Wahrscheinlich sind die entsprechenden Gebilde bei beiden Gruppen ganz unabhängig entstanden. Bei den Calliphoroidea hängt die Entstehung möglicherweise mit der Verschiebung der Surstyli nach hinten zusammen, wo sie mit den Cerci eine Funktionseinheit bilden. Welche Bedeutung der „Processus bacilliformis" bei den Fanniinae hat, ist ganz rätselhaft.

Ein Gedanke, der vielleicht weiter verfolgt zu werden verdient, ist der, daß die Entstehung des in Frage stehenden Schaltstückes mit dem Verlust der Praegonite zusammenhängt und eine Art Ersatz für diese bildet. Auch als Hilfsorgan für den schwach sklerotisierten Aedeagus wäre es möglicherweise zu deuten. Über diese Frage weiter zu spekulieren, ist nutzlos, da alle Voraussetzungen für ihre Beantwortung fehlen: Bis jetzt ist nicht das Geringste über die Funktion des männlichen Kopulationsapparates der Fanniinae bekannt.

Geologisches Alter und geographische Verbreitung

Da die Fanniinae mit Sicherheit als Schwestergruppe aller übrigen Muscidae (der Muscidae s. str.: A. 2) anzusehen sind, müssen sie ebenso alt sein wie diese. Die Frage nach der Entstehungszeit dieses Schwestergruppenverhältnisses kann am besten durch Untersuchungen der Muscidae in ihrer Gesamtheit geklärt werden (siehe unten S. 87). Als Ergebnis dieser Untersuchung mag hier nur festgestellt werden, daß beide Schwestergruppen wohl sicher in der oberen Kreide entstanden sind.

Von gleicher Bedeutung ist die Frage nach dem Alter der monophyletischen Teilgruppen der Fanniinae. Da zu diesen kaum der 15. Teil aller Musciden-Arten gehört, muß man sich natürlich fragen, worauf dieser auffällige Unterschied in der Artenzahl der beiden Schwestergruppen beruht. Er könnte z. B. darauf beruhen, daß das Gliederungsalter der Fanniinae wesentlich geringer ist als das der Muscidae s. str. (A. 2). Das läuft auf die Frage nach dem Alter des Schwestergruppenverhältnisses zwischen der *canicularis*-Gruppe und den Fanniinae s. str. hinaus, vorausgesetzt, daß zwischen diesen beiden Gruppen wirklich ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Ebensogut kann

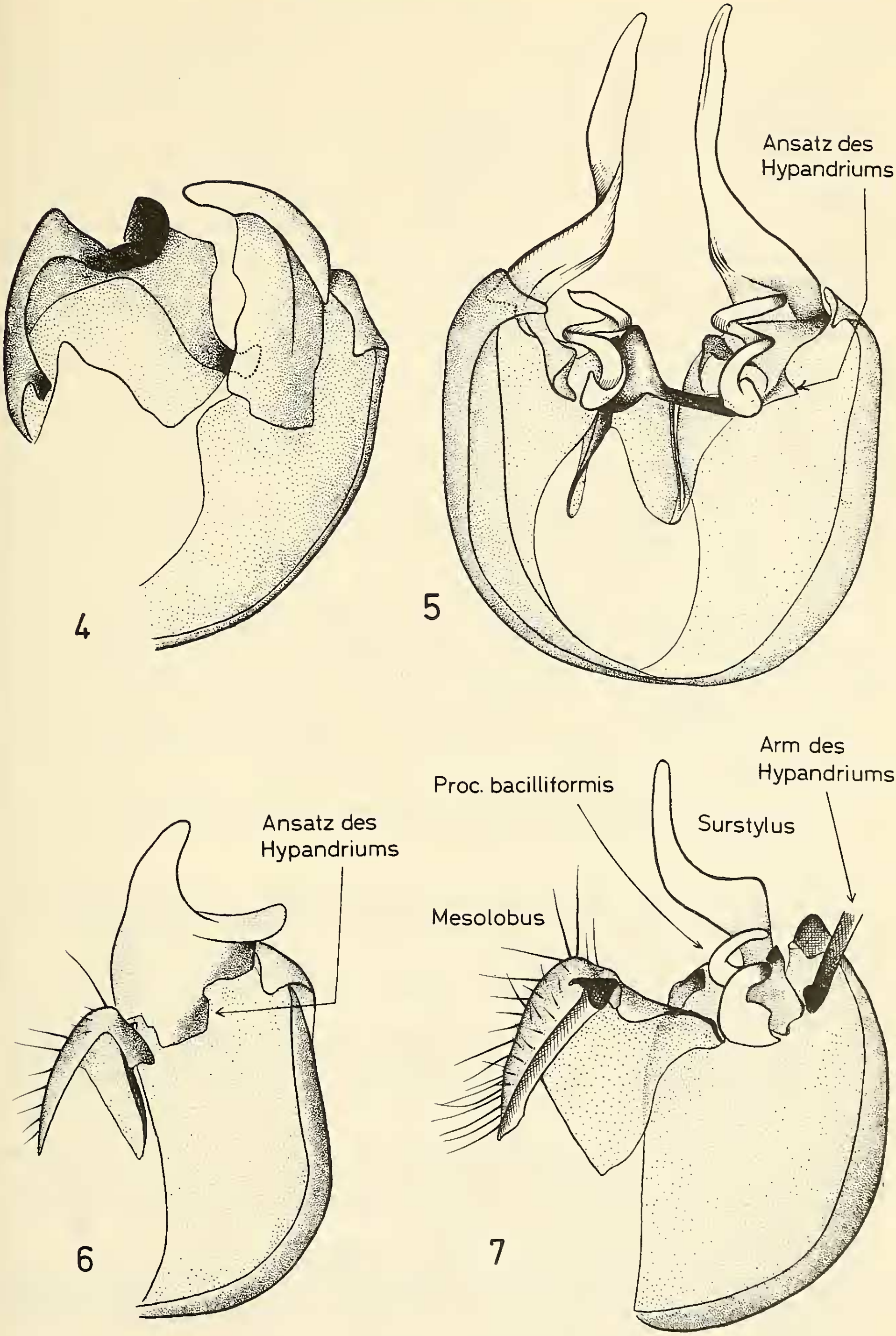


Abb. 4—7. Epandrium (mit Mesolobus und Surstylus) des Männchens von *Azelia triquetra* Meig. (4), *Fannia anthracina* Walk. (5; Südchile), *Fannia canicularis* L. (6) und *Fannia manicata* Meig. (7).

man auch fragen: Entsprechen die Teilgruppen der Fanniinae, insbesondere die *canicularis*-Gruppe s. l. und die Fanniinae s. str., dem Alter nach verschiedenen Gattungen oder verschiedenen Tribus oder sogar verschiedenen Unterfamilien der Muscidae s. str.?

Da keinerlei Fossilfunde bekannt sind,[3] bietet die geographische Verbreitung die einzige Möglichkeit, diese Frage wenigstens ungefähr zu beantworten.

Die Hauptmasse der Fanniinae lebt in der Holarktis: im ganzen etwa 152 Arten; 33 Arten kommen sowohl in der Paläarktis wie in der Nearktis vor, 49 sind in der paläarktischen, 70 in der nearktischen Region endemisch. Dagegen ist die Zahl der Arten auf den Südkontinenten fast verschwindend gering. Nur aus Südamerika ist eine etwas größere Zahl von Arten bekannt. Darüber hinaus kann als sicher gelten, daß die Arten der einzelnen Südkontinente keine monophyletischen Einheiten bilden. Sie sind vielmehr einzeln oder in kleineren Artengruppen mit verschiedenen relativ untergeordneten Artengruppen der holarktischen Region näher verwandt. Man kann also sagen, daß uns die holarktische Region allein ein verhältnismäßig vollständiges Bild von der phylogenetischen Gliederung der Fanniinae liefert. Bleiben die Südkontinente ganz unberücksichtigt, dann fehlen uns nur einige wenige verhältnismäßig untergeordnete Zweige des Stammbaumes dieser Gruppe. Daraus kann man mit Sicherheit schließen, daß die Fanniinae in der Holarktis entstanden sind. Genauer gesagt, daß die letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Fanniinae in der Paläarktis gelebt haben und sich zunächst nur hier in Tochterarten mit noch lebenden Nachkommen aufgespalten haben. Nur wenige der später entstandenen Teilgruppen sind mit wenigen Gliedern in die Südkontinente eingedrungen.

Aus der orientalischen und papuanischen Region sind nur 2 endemische Arten bekannt: *Fannia glabella* Bezzi (Fiji-Inseln) und *F. australis* Malloch (Australien). Leider ist nicht bekannt, in welche der von Chillcott unterschiedenen Teilgruppen diese Arten gehören. Eine flüchtige Untersuchung von *F. glabella* (im Britischen Museum London) gab keinen Anhaltspunkt für ihre Zugehörigkeit zur *canicularis*-Gruppe.

Von den 5 endemischen Arten der äthiopischen Region gehören *F. fasciata* Stein und *F. perpulchra* Bezzi offenbar in die *canicularis*-Gruppe; *F. fruticosa* Stein und *setigena* Villen. sind mir unbekannt.

Alle diese orientalischen, papuanischen und äthiopischen Arten sind für die Bestimmung des Gliederungsalters der Fanniinae völlig uninteressant. Etwas anders steht es mit den neotropischen Arten.

Aus der neotropischen Region sind 4 je für sich genommen zweifellos monophyletische Artengruppen bekannt, von denen aber jede Beziehungen zu einer anderen Verwandtschaftsgruppe der Holarktis hat:

1. „*Dasyphyma*." 5 Arten (blauschwarz mit braunen Halteren, Männchen mit weißlichen Vordertarsen).

   Die Gruppe kommt ausschließlich in Patagonien (Südchile) vor. *Fannia anthracina* Walk., die ich untersuchen konnte, besitzt 3 Spermatheken und einen korkzieherartig gewundenen Processus bacilliformis. Es bestehen ganz sicher keine Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen neotropischen Teilgruppen der Fanniinae. Im übrigen sind die Beziehungen der Gruppe unklar.

2. „*Euryomma*." 5 endemische Arten.

   Eine 6. Art ist durch Verschleppung ziemlich kosmopolitisch verbreitet. Ursprünglich ist sie wahrscheinlich in der holarktischen Region zu Hause. Vielleicht besteht zwischen ihr und den neotropischen Arten ein Schwestergruppenverhältnis. Die „Gattung" *Euryomma* gehört im übrigen in die *canicularis*-Gruppe s. l.

3. *pusio*-Gruppe. Mehrere endemische Arten in Südamerika.

   Die wahrscheinlich ursprünglichste Art der Gruppe (*Fannia leucosticta*) ist in der südlichen Holarktis, aber auch in der äthiopischen und orientalischen Region verbreitet. Vielleicht besteht zwischen ihr und den neuweltlichen Arten, ähnlich wie bei *Euryomma*, ein Schwestergruppenverhältnis. In der

[3] Das Männchen einer *Fannia*-Art, die mit der rezenten *Fannia scalaris* Fabr. identisch zu sein scheint, ist inzwischen im Baltischen Bernstein gefunden worden. Genaueres darüber in einer der nächsten Nummern dieser Zeitschrift.

südlichen Nearktis sind 4 endemische Arten verbreitet, eine von ihnen geht aber bis nach Südamerika und ist durch Verschleppung auch auf Hawaii und anderen pazifischen Inseln verbreitet. Wie *Euryomma* gehört auch die *pusio*-Gruppe in die *canicularis*-Gruppe s. l.

4. *benjamini*-Gruppe.
Eine wahrscheinlich monophyletische Teilgruppe ist mit 6 endemischen Arten in der südlichen Nearktis verbreitet. Zwischen ihr und den neotropischen Arten der *benjamini*-Gruppe dürfte ein Schwestergruppenverhältnis bestehen. Die südamerikanische Gruppe entsendet Vertreter zweier Teilgruppen bis nach Mexiko. Die *benjamini*-Gruppe gehört (ähnlich wie *Dasyphyma?*) zu den Fanniinae s. str. (*scalaris*-Gruppe s. l.).

Die neotropische Region ist also in älterer Zeit (d. h. wenn wir von den jüngsten, wahrscheinlich durch den Menschen verschleppten Eindringlingen wie *Fannia canicularis* usw. absehen) von 4 verschiedenen Teilzweigen der Fanniinae besiedelt worden. Für Tiergruppen, die auf Landverbindungen angewiesen sind, lassen sich in Südamerika 2 Einwanderungsschichten unterscheiden: eine ältere, die im ältesten Tertiär bzw. an der Grenze zwischen Tertiär und Kreide eingedrungen ist (Edentaten-Schicht), und eine jüngere (Feliden-Schicht) aus dem Pliocän bzw. späteren Miocän. Wenn auch nur eine der oben aufgezählten Teilgruppen der Fanniinae der älteren dieser beiden neotropischen Faunenschichten zugeordnet werden müßte, dann würde das bedeuten, daß einige Teilgruppen der Fanniinae bereits in der oberen Kreide entstanden sein müssen. Aber zu dieser Annahme liegt keine zwingende Notwendigkeit vor. Gegen sie spricht, daß alle Gruppen (*Dasyphyma* vielleicht ausgenommen) nahe und morphologisch wenig verschiedene Verwandte in Nearktis und Paläarktis haben. Wären sie seit dem frühen Eocän von diesen getrennt, dann könnte man wohl erwarten, daß eine größere morphologische und vielleicht auch geographische Lücke zwischen ihnen entstanden wäre.[4] Im übrigen ist wohl anzunehmen, daß die Fanniinae keine geschlossene Landverbindung nötig hatten, um nach Südamerika zu kommen. Vielleicht ist in dieser Beziehung bedeutungsvoll, daß die beiden holarktischen Glieder der *pusio*- und der *Euryomma*-Gruppe, die den gemeinsamen Vorfahren der Arten jeder dieser beiden Gruppen am ähnlichsten geblieben zu sein scheinen (*Fannia leucosticta* und *Euryomma peregrinum*), Arten sind, die anscheinend besonders leicht verschleppt werden können. Es ist also durchaus denkbar, daß alle oben genannten Gruppen nach Südamerika gekommen sind, als die Landverbindung in der Zeit zwischen Eocän und Pliocän unterbrochen war.

Chillcott hat versucht, die Zeiten des Faunenaustausches zwischen der nearktischen und der paläarktischen Region festzustellen. Er geht davon aus, daß bei den Säugetieren das frühe Eocän, das späte Eocän, das späte Miocän und das Pleistocän Zeiten besonders intensiven Faunenaustausches gewesen sind. Sicherlich ist es richtig, für die 33 beiden Regionen gemeinsamen Arten das Pleistocän als Ausbreitungszeit anzunehmen. Das späte Miocän nimmt er für die Artengruppen in Anspruch, die in Nearktis und Paläarktis mit je mehreren endemischen Arten vertreten sind. Es ist aber auffällig, daß es keine endemische Artengruppe in der Nearktis gibt, der eine endemische Artengruppe in der Paläarktis als Schwestergruppe gegenüberstünde. Vielmehr gibt es in allen eindeutig als monophyletisch erkennbaren Artengruppen eine (oder auch mehrere) holarktische Arten, denen einige lokal verbreitete nearktische und paläarktische Arten besonders nahe stehen. Es wäre zu überlegen, ob nicht jeweils in der holarktischen Art (z. B. *postica, manicata, fuscula*) die gemeinsame Stammart der betreffenden Gruppe im wesentlichen unverändert fortbesteht und die nearktischen Arten sich von deren nearktischer, die paläarktischen Arten von ihrer paläarktischen Teilpopulation abgespalten haben. Das wären dann Beispiele für den von mir theoretisch geforderten Fall, daß die Chronologie der Artspaltungen nicht festzustellen ist, wenn sich über eine längere Zeit hinweg eine der beiden bei Artspaltungen entstehenden Tochterarten

[4] Durch den Fund einer Art, die nicht von *Fannia scalaris* Fabr. unterschieden werden kann, im Baltischen Bernstein erhält diese Frage ein etwas anderes Gesicht.

nicht wesentlich verändert hat. Zur Erklärung der eben erwähnten Verbreitungsbilder brauchten wir dann nicht 2 verschieden alte Einwanderungswellen bzw. phylogenetische Verbindungslinien zwischen der paläarktischen und der nearktischen Region anzunehmen (einmal für die endemischen Arten und später für die holarktische Art der betreffenden Verwandtschaftsgruppe). In einigen Fällen (z. B. bei *minutipalpis*) dürfte wiederholter Faunenaustausch aber doch die wahrscheinlichere Annahme sein.

Ganz abgesehen von der Beantwortung dieser speziellen Fragen ist es wahrscheinlich, daß auch vor-pleistocäne Verbindungen zwischen beiden Regionen bestanden haben. Das dürfte z. B. für die „westatlantische" (im Sinne von Økland und Lindroth) Artengruppe *„Piezura" graminicola-americana*, vielleicht auch für *Euryomma* gelten.

Für die *pusio*-Gruppe und die *benjamini*-Gruppe, die beide durch ihren „australischen" Verbreitungstypus in Nordamerika ausgezeichnet sind, nimmt Chillcott, vielleicht mit Recht, das späte Eocän als Zeit ihrer Beziehungen zu ihren Verwandten in der paläarktischen Region in Anspruch. Wenn das zutrifft, müßten mehrere Teilgruppen der Fanniinae bereits im Eocän entstanden sein. Ein einziger glücklicher Fund eines *Fannia*-Männchens im Bernstein könnte diese Frage klären.[5]

Ein offenes Problem bilden zur Zeit noch das Alter und die Verwandtschaftsbeziehungen der chilenisch-patagonischen *Dasyphyma*-Gruppe.

A. 2 (Muscidae s. str.)

Als monophyletische Gruppe, somit Schwestergruppe der Fanniinae, sind die Muscidae s. str. nur durch 3 apomorphe Merkmale, durch diese aber sicher, begründet:

1. Das 7. Stigmenpaar im weiblichen Postabdomen fehlt (Textfig. 225, 226).
2. Larven mit sichelförmigen Mundhaken und mit Nebenspangen im Bereiche der Mundhaken (Textfig. 1).

(3.) Dentalsklerite des larvalen Cephalopharyngealsklerites ventral miteinander verbunden?

Die Ausbildung der Dentalsklerite hängt nach Thomson (1937) eng mit der Lebensweise zusammen: Bei allen rein koprophagen Larven sind sie getrennt, bei den karnivoren dagegen auf der Ventralseite vereinigt („median ventral arch"). Sicher festzustehen scheint, daß die ventrale Vereinigung beim Übergang von der karnivoren zur koprophagen Lebensweise sekundär wieder gelöst werden kann (siehe dazu oben S. 9 und bei den Muscinae, S. 33). Ungeklärt ist dagegen die Frage, ob es bei den Muscidae, abgesehen von den Fanniinae, auch Larven mit primär getrennten Dentalskleriten gibt, d. h. ob zum Grundplan der Muscidae s. str. (Gruppe A. 2) getrennte oder ventral vereinigte Dentalsklerite gehören. Dazu sind noch allzu wenige Larven bekannt. Nach der nicht sehr klaren Darstellung bei de Vos-de Wilde (1935) scheint es, daß *Achanthiptera rohrelliformis* R.-D. (= *Acanthiptera inanis* Fall.) getrennte Dentalsklerite besitzt. Da nach den übrigen Merkmalen zwischen dieser Art (Achanthipterinae, Gruppe B. 1) und allen übrigen Muscidae s. str. (B. 2) ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen scheint, ist es durchaus möglich, daß bei ihr die Dentalsklerite noch primär getrennt sind und daß deren Vereinigung („median ventral arch") als abgeleitetes Merkmal erst bei der Gruppe B. 2 entstanden ist. Ob es aber bereits zum Grundplan dieser Gruppe gehört oder erst später, und zwar bei mehreren Teilgruppen durch Konvergenz, entstanden ist, läßt sich auf Grund unserer heutigen Kenntnisse noch nicht entscheiden.

In anderen Merkmalen stehen die Muscidae s. str. (A. 2) dem Grundplan der Muscidae näher als die Fanniinae, d. h. sie haben für alle bei den Fanniinae angeführten apomorphen Merkmalen die plesiomorphe Ausprägungsstufe bewahrt. Im übrigen ist keines der drei oben angeführten Merkmale ausnahmslos für alle Muscidae s. str.

---

[5] Dieser Fund ist inzwischen gemacht worden und bestätigt die prae-oligocäne Entstehung mehrerer Teilgruppen der Fanniinae.

charakteristisch. Offenbar durch Rückentwicklung kommt es bei einigen abgeleiteten Formen in allen drei Merkmalen zu scheinbar ursprünglicheren Merkmalsausbildungen (Pseudoplesiomorphie). Die 2 (3?) angegebenen Merkmale gelten also nur für den Grundplan der Muscidae s. str.

Die biologische Bedeutung, die der Verlust des 7. (und mit einer Ausnahme auch des 6.) Abdominalstigmen-Paares beim Weibchen haben könnte, ist nicht bekannt.

Die Umbildung des Cephalopharyngealskelettes der Larven aber hängt sicherlich mit dem Übergang zur räuberischen Lebensweise, mindestens im 3. Larvenstadium, zusammen. Ökologisch sind also die Muscidae s. str. im Grundplan als eine Gruppe mit räuberischen Larven zu kennzeichnen. Die Tatsache aber, daß der Filterapparat im Pharynx, der für die im Grundplan saprophagen Cyclorrhaphenlarven charakteristisch ist, auch bei vielen Larven der Muscidae s. str. noch vollständig erhalten ist, spricht dafür, daß für den Grundplan dieser Gruppe noch keine vollständige und einseitige Spezialisierung auf die räuberische Lebensweise anzunehmen ist. Daher war auch die Rückkehr zur reinen Saprophagie bei einigen Larven der Muscidae s. str. (siehe dazu unter Muscinae) noch möglich. Der pharyngeale Filterapparat verschwindet nur bei einigen abgeleiteten, offenbar rein karnivoren Larven mehr oder weniger vollständig.

Die akzessorischen Mundspangen bezeichnet Schremmer (1956) als „maxillare Sklerite". Sie liegen im Bereich der Wand des Mundatriums, das nach Schremmer von den untereinander und mit der Kopfkapselwand verschmolzenen Maxillen gebildet wird. Trotzdem dürfen sie nicht einfach als Überreste sklerotisierter Teile der Maxillen gedeutet werden. Sie sind vielmehr Neubildungen, wenn schon im Bereich der Maxillen, die mit Recht als „akzessorische" Mundspangen bezeichnet werden und als apomorphe Grundplanmerkmale der Muscidae s. str. gedeutet werden müssen.

Als Schwestergruppen sind innerhalb der Muscidae s. str. wahrscheinlich die Achanthipterinae einerseits und die Gesamtheit der übrigen Unterfamilien andererseits anzusehen.

B. 1 (Achanthipterinae)

Die paläarktische Art *Achanthiptera rohrelliformis* R. D. (= *Acanthiptera inanis* Fall.) unterscheidet sich, soweit bisher bekannt, von allen anderen Muscidae s. str. dadurch, daß das 6. Stigmenpaar des weiblichen Abdomens erhalten ist (Abb. 9). Es ist allerdings nicht ganz ausgeschlossen, daß eine genauere Untersuchung nicht-paläarktischer Muscidae dieses 6. Stigmenpaar auch noch bei einigen, sicher aber nur bei wenigen, anderen Formen zutage fördern könnte.

Auch nach ihren sonstigen Merkmalen gehört *Achanthiptera* zu den ursprünglichsten Muscidae: Beim Weibchen ist die proklinate ors erhalten. Das Legrohr gehört, auch abgesehen vom Vorhandensein des 6. Stigmenpaares, mit seinen breiten, dorsal geschlossenen Tergiten und breiten Sterniten zu den ursprünglichsten Legrohrformen, die bei Muscidae s. str. bekannt sind. Ursprünglich ist auch das Vorhandensein von 3 Spermatheken und der Bau des männlichen Kopulationsapparates. Lediglich die Form und die schwache, gleichmäßige Sklerotisierung des Aedeagus dürfte nicht ganz dem Grundplan der Muscidae s. str. (A. 2) entsprechen.

Bisher wurde die Gattung *Achanthiptera* allgemein zu den „Phaoniinae" gestellt. Eine nähere Verwandtschaft mit irgendeiner Gattung dieser in ihrer bisherigen Fassung nicht monophyletischen „Unterfamilie" läßt sich aber nicht begründen. So steht auch unter diesem Gesichtspunkte der Annahme nichts entgegen, daß *Achanthiptera* allen anderen Muscidae s. str. (der Gruppe B. 2) als relativ plesiomorphe Schwestergruppe gegenüberzustellen ist.

Da zu den Achanthipterinae nur eine Art gehört, braucht die Monophylie der Gruppe nicht begründet zu werden. Trotzdem sei erwähnt, daß die Art z. B. in der Beborstung des Endabschnittes von r_1, im Fehlen der Börstchen am hinteren Innenrande der cx_3 und in der relativ schmalen Stirn des Weibchens auch abgeleitete Merkmale

besitzt. Ob auch das Vorhandensein von 3 (statt nur 1) pd auf den t_3 als abgeleitetes (wie ich annehmen möchte) oder als plesiomorphes Merkmal zu deuten ist, läßt sich schwer entscheiden.

Bemerkenswert ist, daß *Achanthiptera rohrelliformis* als phylogenetische Reliktform mitten im Hauptverbreitungsgebiet der Muscidae vorkommt. Sie ist hier allerdings an sehr spezielle ökologische Verhältnisse gebunden: Die Larven sind bisher nur in Wespennestern gefunden worden.

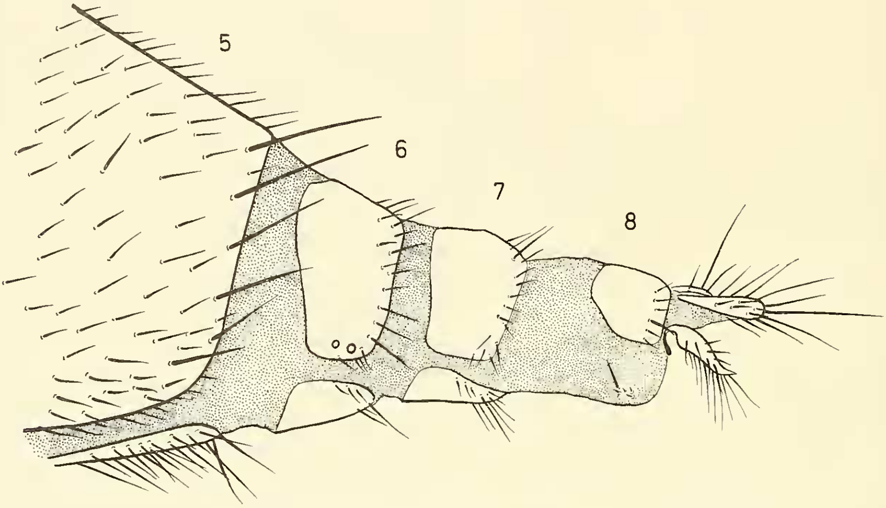


Abb. 8. Legrohr des Weibchens von *Fannia anthracina* Walk. (Südchile).

B. 2 (Übrige Subfamilien)

Als einziges apomorphes Grundplanmerkmal kann der Verlust des 6. Abdominalstigmas im weiblichen Postabdomen genannt werden. Die Weibchen dieser ganzen Gruppe besitzen also nur 5 Stigmenpaare im Praeabdomen. Das Postabdomen ist ganz ohne Stigmen. Das gilt allerdings nicht für die Gattung *Glossina* und die Pupipara. Hier sind Stigmen sowohl im 6. und 7. Abdominalsegment vorhanden. Außerdem sind diese beiden Segmente dem Praeabdomen angegliedert und unterscheiden sich nicht von den vorhergehenden Segmenten. Das ist aber möglicherweise nicht, wie es den Anschein hat und wie auch HERTING annimmt, als ursprüngliches Merkmal anzusehen. Vielmehr dürften die beiden postabdominalen Stigmen beim Weibchen, durch Übertragung vom männlichen Geschlecht, neu aufgetreten sein (siehe darüber S. 83 unter *Glossina*). Die Frage, ob auch die Larven in der ventralen Vereinigung der Dentalsklerite des Cephalopharyngealskelettes ein abgeleitetes Grundplanmerkmal besitzen, ist ungeklärt (siehe darüber oben, S. 20).

Sehr schwierig ist die Untergliederung dieser Gruppe. Als Unterfamilien werden häufig Mydaeinae, Limnophorinae, Lispinae, Coenosiinae, Phaoniinae, Dichaetomyiinae, Cyrtoneurininae und Muscinae genannt, Gruppen, die von verschiedenen Autoren in verschiedener Weise umgrenzt und auch in verschiedener Weise zu „Unterfamilien" größeren Umfanges zusammengezogen werden. Außerdem gehören aber in diese Verwandtschaftsgruppe die von manchen Autoren als besondere Familien abgetrennten Stomoxyidae und wahrscheinlich auch die Glossinidae und Pupipara.

Ich stelle die Arbeitshypothese auf, daß 2 Schwestergruppen zu unterscheiden sind, von denen die eine (C. 1 „Muscinae") die Muscinae älterer Autoren und einen Teil der bisherigen Phaoniinae (provisorische „Tribus Hydrotaeini" bei HENNIG 1955—1964), die andere (C. 2) alle übrigen oben genannten Gruppen umfaßt.

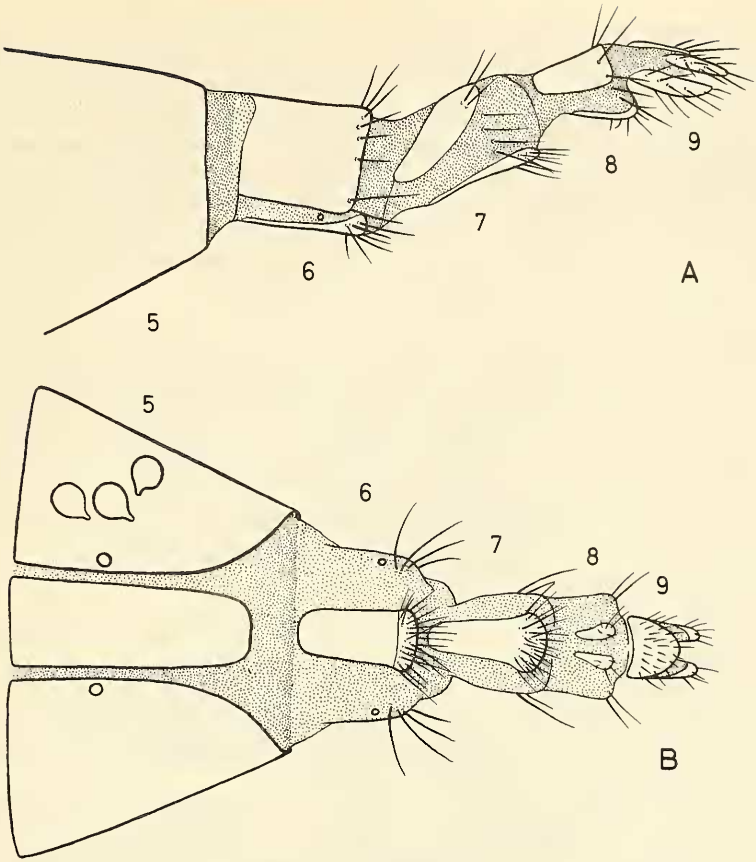


Abb. 9. Legrohr des Weibchens von *Achanthiptera rohrelliformis* Rob.-Desv., Lateral- (A) und Ventralansicht (B).

C. 1 (Muscinae)

Unter dem Namen Muscinae fasse ich mit einer Gruppe von Gattungen, die auch von den meisten anderen Autoren als einheitliche Gruppe angesehen werden, mehrere Gattungen zusammen, die allgemein zu den „Phaoniinae" gestellt werden und die ich (1955—1964) provisorisch in einer „Tribus Hydrotaeini" der Phaoniinae vereinigt hatte.

Zur Begründung der Monophylie dieser Gruppe kann als abgeleitetes Merkmal die Ausbildung des weiblichen Legrohres angegeben werden (Abb. 28). Dieses entspricht dem „*Hydrotaea*-Typ" Hertings. Das ist „ein langer, röhrenförmiger Ovipositor, bei dem die beiden Teile des 8. Sternits stets in voller Länge entwickelt sind. Die ... Reduktion der Tergite zu lateralen Stäben zeigt sich hier in extremer Ausprägung" (Herting 1957, p. 435).

Herting stellt diesen „*Hydrotaea*-Typ" an den Anfang seiner Darstellung der Legrohrformen der Muscidae s. str. (bei ihm „Muscinae"; dieser Name wird also bei ihm in anderem Sinne gebraucht als in der vorliegenden Darstellung) und leitet die übrigen Legrohrtypen, insbesondere den „*Phaonia*-Typ", von ihm ab. Diese Vorstellung stellt aber wahrscheinlich den tatsächlichen Gang der historischen Entwicklung auf den Kopf: Zum Grundplan der Muscidae s. str. (A. 2) gehört wahrscheinlich ein verhältnismäßig kurzes Legrohr mit ziemlich vollständig ausgebildeten Tergiten auf dem 6. und 7. Seg-

ment, wie es bei *Achanthiptera* vorhanden ist (Abb. 9). Von diesem Zustand aus sind in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen lange röhrenförmige Ovipositoren entstanden, bei denen die Tergite zu langen, mehr oder weniger schmalen lateralen Stäben reduziert sind. Bei den meisten Gruppen, bei denen das der Fall ist, sind diese lateralen Tergitstäbe noch mehr oder weniger plattenförmig, mit unscharf begrenzten Rändern. Bei den Muscinae aber sind die Tergite wirklich als sehr schmale Stäbe mit scharfen Rändern entwickelt, und diese Stäbe laufen am proximalen Ende in je eine charakteristische ankerförmige Platte aus. Vor allem sind aber auch die beiden Hälften des 8. Sternites in lange, schmale, scharf begrenzte Stäbe ausgezogen. Allerdings sind auch bei den Muscinae auf der Ventralfläche des 8. Segmentes 2 kleine rundliche, borstentragende Hinterrandsklerite vorhanden wie bei den meisten anderen Muscidae s. str. Die rundlichen Hinterrandsklerite laufen proximal in die beschriebenen borstenlosen Stäbe aus, mit denen sie meist nur undeutlich verbunden sind. Bemerkenswert ist, daß diese ventralen Skleritstäbe des 8. Segmentes auch bei *Dasyphora saltuum* vorhanden sind, also bei einer Art, die sich durch ein sekundär stark verkürztes Legrohr auszeichnet, bei dem die Sklerite des 6. und 7. Segmentes fast vollständig reduziert sind. Das beweist, daß die beschriebenen Skleritstäbe des 8. Segmentes in ihrer charakteristischen, nur bei den Muscinae vorkommenden Ausbildungsform so fest im Merkmalsgefüge dieser Gruppe verankert sind, daß sie selbst durch starke adaptive Umformungen des ganzen Legrohres kaum beeinflußt werden.

In anderen Merkmalen sind die Muscinae im Grundplan ursprünglicher als die meisten anderen Muscidae s. str.: Die proklinate ors der weiblichen Stirn und die Posterodorsalborste der t_3 sind, von wenigen Ausnahmen abgesehen, erhalten. Auch im männlichen Kopulationsapparat weicht die Ausbildung des Aedeagus und der Praegonite wenig von derjenigen ab, die wir (nach *Achanthiptera* zu urteilen) für den Grundplan der Muscidae s. str. annehmen müssen; doch sind diese Merkmale zur Zeit noch sehr wenig durchsichtig.

Der überaus einheitliche Bau des weiblichen Legrohres, der in vergleichbarer Geschlossenheit bei keiner anderen Gruppe (abgesehen vielleicht von den Mydaeinae) vorkommt, spricht dafür, daß die Muscidae bei der Herausbildung eines langen, röhrenförmigen Ovipositors einen durchaus eigenen Weg gegangen sind. Es dürfte sicher sein, daß die Ausbildung des Legrohres mit einem bestimmten Grundplanmodus der Eiablage in Verbindung zu bringen ist. Die lange und schlanke, mechanisch wenig stabile Form des Legrohres läßt daran denken, daß die Eier vielleicht ursprünglich tief in ein weiches Substrat versenkt wurden. Die Tatsache, daß die Larven der wahrscheinlich ursprünglichsten Gattung *Azelia* in Kuhfladen gefunden worden sind, gibt vielleicht einen Fingerzeig.

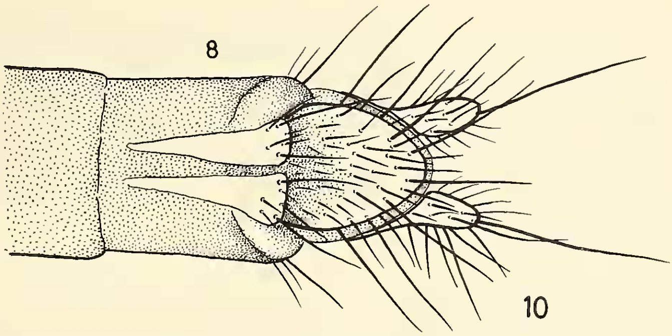
Zum Unterschied davon legt die starke Ausbildung der Postgenitalplatte und die Verkürzung der Cerci bei den ursprünglichen Arten der Gruppe E. 1 den Gedanken nahe, daß bei dieser Gruppe die Eier unter die Partikel eines mehr körnigen Substrates abgelegt wurden, wobei die Partikel durch die Postgenitalplatte und den über ihr gelegenen Teil des Legrohres angehoben wurden. Das alles ist aber bis jetzt noch in hohem Grade hypothetisch.

Die ursprünglichen Merkmale der Muscinae machen es im Verein mit den abgeleiteten Merkmalen des Legrohres unmöglich, sie mit irgendeiner anderen Gruppe in Verbindung zu bringen. Man muß daher die Muscinae wahrscheinlich als Schwestergruppe aller übrigen Muscidae s. str. (mit Ausnahme der Achanthipterinae) ansehen.

Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen (Gattungen und Gattungsgruppen) der Muscinae lassen sich zur Zeit noch nicht genau angeben. Eine monophyletische Gruppe sind wahrscheinlich die Muscini, die in der gleichen Umgrenzung, die ihnen im folgenden gegeben wird, heute wohl von allen Autoren anerkannt werden. Die relativ ursprünglichen Gattungen müssen heute noch in einer provisorischen Gruppe (Hydrotaeini) zusammengefaßt werden. Es ist möglich bzw. sogar wahrscheinlich, daß

einige Gattungen mit den Muscini näher verwandt sind als andere. Ziemlich sicher gilt das für die Gattungen *Hydrotaea* und *Ophyra*. Die Hydrotaeini sind also wahrscheinlich eine paraphyletische Gruppenbildung.

Bemerkenswert ist, daß die ursprünglichsten Formen sowohl der Muscinae im ganzen genommen wie auch der Muscini im besonderen auf den Nordkontinenten, vor allem in der paläarktischen Region, verbreitet sind und daß die Südkontinente nur von wenigen abgeleiteten, untergeordneten Teilgruppen erreicht worden sind. Das spricht entschieden dafür, daß die Nordkontinente auch für die Muscinae als Entstehungszentrum angesehen werden müssen.



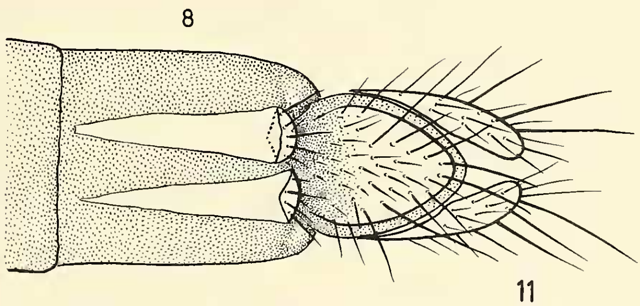


Abb. 10 und 11. Legrohrende (8. und folgende Segmente, Ventralansicht) des Weibchens von *Muscina pascuorum* Meig. (10) und *Passeromyia heterochaeta* Villen. (11).

a) Hydrotaeini (paraphyletisch)

Zu den ursprünglichen Muscinae gehört zunächst eine Gruppe von Gattungen, die durch den Besitz von Haarbörstchen am Hinterrande der cx_3 ausgezeichnet ist. Derartige Börstchen sind sonst nur noch bei einigen ursprünglichen Arten der Fanniinae und bei einigen Arten der Cyrtoneurininae bekannt. Ob es sich dabei um ein ursprüngliches oder, wenigstens bei der hier in Frage stehenden Gattungsgruppe der Muscinae, um ein abgeleitetes Merkmal handelt, das für die Monophylie dieser Gruppe spräche, läßt sich zur Zeit noch nicht entscheiden. Ausgezeichnet durch dieses Merkmal sind die Gattungen *Thricops, Alloeostylus, Rhynchopsilops, Syllegopterula* und *Azelia*. Sie alle sind auf die holarktische Region beschränkt. Nur von *Azelia* ist eine Art aus dem südlichen Südamerika und eine Art aus der äthiopischen Region („*Prohydrotaea*" *fasciata* Emden; siehe unten, S. 28) bekannt. Die Gattungen *Alloeostylus* und *Thricops* sind einander so ähnlich, daß ihre Unterscheidung Schwierigkeiten macht. Das spricht für ihre nahe Verwandtschaft. Die „Gattungen" *Rhynchopsilops* und *Syllegopterula* sind mit je einer Art auf die Alpen *(Rhynchopsilops)* bzw. die Alpen und die mitteleuropäischen Gebirge *(Syllegopterula)* beschränkt. Beide sind dadurch ausgezeichnet, daß sich die

Männchen in ihrer Stirnbildung nicht von den Weibchen unterscheiden. Es ist daher wohl anzunehmen, daß es sich bei beiden „Gattungen" um *Alloeostylus*- oder *Thricops*-Arten handelt, die als autapomorphes Merkmal die Übertragung der weiblichen Stirnbildung auf die Männchen erworben haben. Dafür spricht auch die Tatsache, daß bei der nordamerikanischen *Thricops villicrura* Coqu. beim Männchen ebenfalls ors entwickelt sind. *Rhynchopsilops* und *Syllegopterula* dürften also ähnlich zu beurteilen sein wie gleichartig ausgezeichnete Artengruppen der Gattungen *Helina („Enoplopteryx")* und *Spilogona („Spilogonoides")*, und es dürfte daher kaum richtig sein, sie als selbständige Gattungen neben *Thricops* und *Alloeostylus* zu stellen. Aber ihre genauen Verwandtschaftsbeziehungen sind nicht bekannt.

Die Gattung *Azelia* habe ich früher irrtümlich zu den Mydaeinae gestellt, weil ihr wie bei den Mydaeinae die Posterodorsalborste der t_3 fehlt. Diese Übereinstimmung mit den Mydaeinae beruht aber sicherlich auf Konvergenz, denn das Legrohr von *Azelia* stimmt genau mit dem der übrigen Muscinae überein. *Azelia* dürfte sicherlich in die *Thricops-Alloeostylus*-Gruppe gehören. Das Fehlen der erwähnten Posterodorsalborste ist übrigens (ebenso wie die starke Verkürzung der $cu_{1b} + 1a$) ein abgeleitetes Merkmal, das für die Monophylie der Gruppe spricht. In der Abdominalzeichnung gleicht sie der *pusio*-Gruppe der Fanniinae. Früher wurde *Azelia* oft, ohne Zweifel zu Unrecht, zu den Fanniinae gestellt.

Leider ist die Lebensweise der Larven dieser ganzen, soeben besprochenen Gattungsgruppe vollkommen unbekannt. An herauspräparierten Eiern von *Alloeostylus diaphanus* Wied. konnte ich feststellen, daß diese breite Flügel zu beiden Seiten des Schlüpffeldes besitzen, wie es dem Grundplan der Muscidae entspricht („*Phaonia*-Typ").

Die Gattungen *Trichopticoides, Pogonomyia, Drymeia* und *Bebryx* (= *Eriphia)* unterscheiden sich von den oben genannten Gattungen durch das Fehlen der Haarbörstchen am Hinterrande der cx_3. Auch bei ihnen ist, wie bei vielen Arten der *Thricops*-Gruppe, das untere behaarte Feld der Backen polsterartig gewölbt und teilweise mit nach oben gerichteten Borsten besetzt. Die Gattungen sind ausschließlich in der holarktischen Region verbreitet und dürften miteinander und mit der *Thricops-Alloeostylus*-Gruppe nahe verwandt sein. Auch über ihre Lebensweise ist nichts bekannt.

Ganz unbekannt sind die näheren Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Dendrophaonia* (5 Arten in der Holarktis). Die Gattung wird heute noch manchmal mit *Phaonia* vereinigt. Aber von dieser unterscheidet sie die ursprüngliche Stirnbildung der Weibchen (proklinate ors vorhanden), der Bau des männlichen Kopulationsapparates und das Legrohr, das dem Bauplan der Muscinae, nicht dem der Phaoniinae, entspricht. Trotz der sehr großen habituellen Ähnlichkeit, die namentlich zwischen den Männchen von *Dendrophaonia* und denen mancher *Phaonia*-Arten besteht, gehören die beiden Gattungen ganz verschiedenen phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen an. Ei und Larve von *Dendrophaonia* weichen, soweit bekannt, nicht vom Grundplan der Muscidae ab.

Nahe miteinander verwandt sind die Gattungen *Hydrotaea* und *Ophyra*. Ihren Eiern fehlen, wie denen der Muscini, die Flügelleisten zu beiden Seiten des Schlüpffeldes (*Hydrotaea:* Hammer; *Ophyra:* Bohart & Gressit). Nach Hinton (in litt.) scheinen die Eier denen der Muscidae auch in der Ausbildung des Plastrons (3 Maschenschichten) zu gleichen. Es ist daher möglich, daß *Hydrotaea* und *Ophyra* mit den Muscini näher verwandt sind als andere Gattungen der „Hydrotaeini".

Sicher unrichtig ist van Emdens Ansicht, daß die beiden Gattungen „are more closely related to the *Limnophora*-group" und seine Vorstellung, daß „the two genera seem to connect the latter group with the Fanniinae".

Hydrotaea ist mit zahlreichen Arten in der holarktischen Region verbreitet. Obwohl viele Arten die ganze Holarktis bewohnen, fehlt es noch an einer genaueren Untersuchung der Beziehungen zwischen der paläarktischen und nearktischen Region im Be-

reiche der Gattung *Hydrotaea*. Verhältnismäßig wenige endemische Arten sind von den Südkontinenten beschrieben (mit Ausnahme von Neuseeland, wo *Hydrotaea* offenbar fehlt). Leider ist nicht bekannt, ob die Arten der einzelnen Südkontinente mit bestimmten holarktischen Teilgruppen der Gattung näher verwandt sind. Es spricht aber nichts gegen die Annahme, daß die Arten der neotropischen, aethiopischen und orientalisch-papuanischen Region zu der jeweils jüngsten, aus dem Norden stammenden Einwanderungsschicht der betreffenden Gebiete gehören.

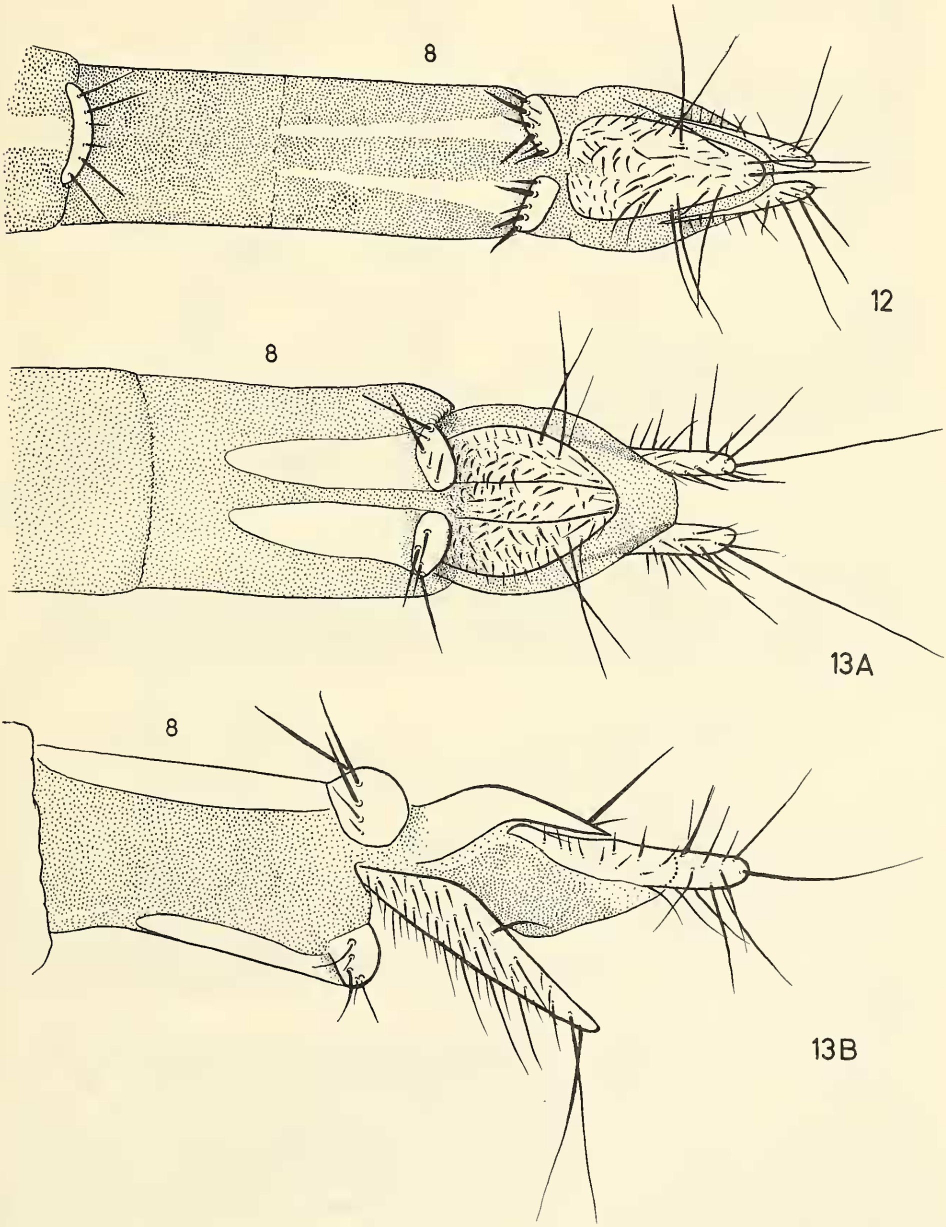


Abb. 12 und 13. Legrohrende (8. und folgende Segmente) des Weibchens von *Reinwardtia tachinina* B. B. (12: Ventralansicht) und *Calliphoroides antennatis* Hutton (13 A: Ventralansicht; B: Lateralansicht).

Als monophyletische Gruppe ist die Gattung *Hydrotaea* durch die sekundären Geschlechtsmerkmale der Männchen begründet. Diese fehlen (oder sind nur eben angedeutet) bei den Gattungen *Parahydrotaea* (eine Art, orientalische Region) und *Neohydrotaea* (eine nearktische Art; mir unbekannt). Es ist bisher nicht geklärt, ob es sich bei diesen um abgeleitete *Hydrotaea*-Arten handelt, bei denen die Bezahnung der Vorderschenkel reduziert wurde, oder ob *Parahydrotaea* und *Neohydrotaea* relativ ursprüngliche Formen der *Hydrotaea*-Gruppe sind, bei denen die betreffenden Geschlechtsmerkmale noch in einem ursprünglichen Zustande verharren.

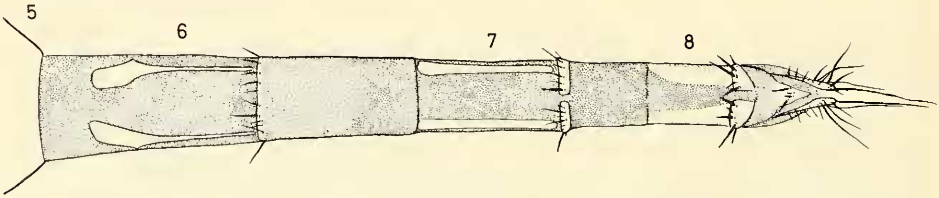


Abb. 14. Legrohr (Dorsalansicht) des Weibchens von *Reinwardtia tachinina* B. B.

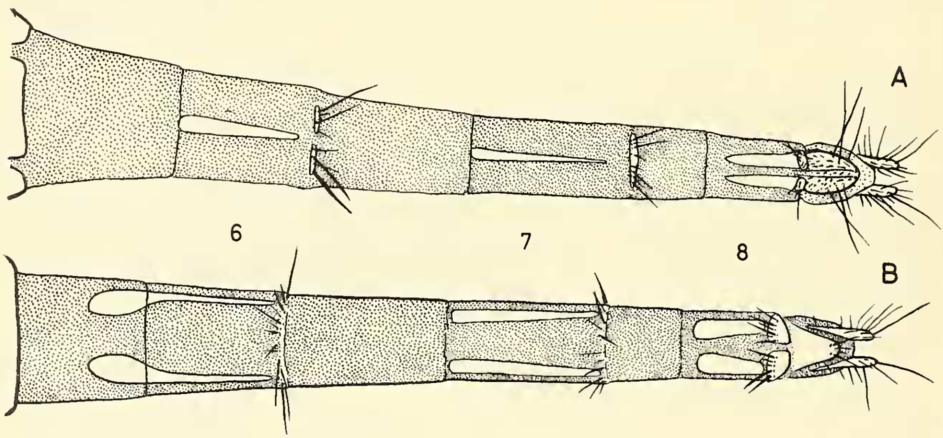


Abb. 15. Legrohr des Weibchens von *Calliphoroides antennatis* Hutton
(A: Ventralansicht; B: Dorsalansicht).

Die Gattung *Prohydrotaea* ist eine polyphyletische Gruppe. Von den beiden in dieser Gattung beschriebenen Arten, die ich im British Museum untersuchen konnte, gehört *Pr. fasciata* van Emden in die Gattung *Azelia*, *Pr. nitida* van Emden in die Gattung *Hydrotaea*. Möglicherweise ist die zuletzt genannte Art identisch mit *Hydrotaea glabricula* Fallén. Die Frage müßte durch genauere Untersuchung geklärt werden. Da van Emden *Pr. fasciata* zur Species typica von *Prohydrotaea* bestimmt hat, wird dieser Name formal Synonym zu *Azelia*.[6]

Ophyra (vgl. Sabrosky 1949; südamerikanische Arten: Albuquerque 1958) hat eine ähnliche und wohl ähnlich zu deutende Verbreitung wie *Hydrotaea*, ist aber viel artenärmer (15—17 Arten). Es scheint aber, daß ihr Hauptverbreitungsgebiet die orientalische Region ist. Aus Afrika sind keine endemischen Arten beschrieben. *Ophyra* ist auch der einzige Vertreter dieser Gruppe (und neben *Calliphoroides* der einzige Vertreter der Muscinae) in Neuseeland (abgesehen von *Musca domestica* L.). Die hier vorkommende Art ist aber auch in Australien und Neuguinea verbreitet und sicherlich ein junger Einwanderer in Neuseeland.

[6] Gattung *Azelia* Robineau-Desvoidy 1830 (Syn.: *Prohydrotaea* van Emden 1951, **nov. syn.**).

Zu den ursprünglichen Muscinae gehört auch *Xestomyia* (3 innerasiatische Arten: HENNIG 1964), eine Gattung, die früher mit Unrecht zu den Fanniinae gestellt wurde. Leider sind die Weibchen dieser Gattung bisher nicht bekannt.

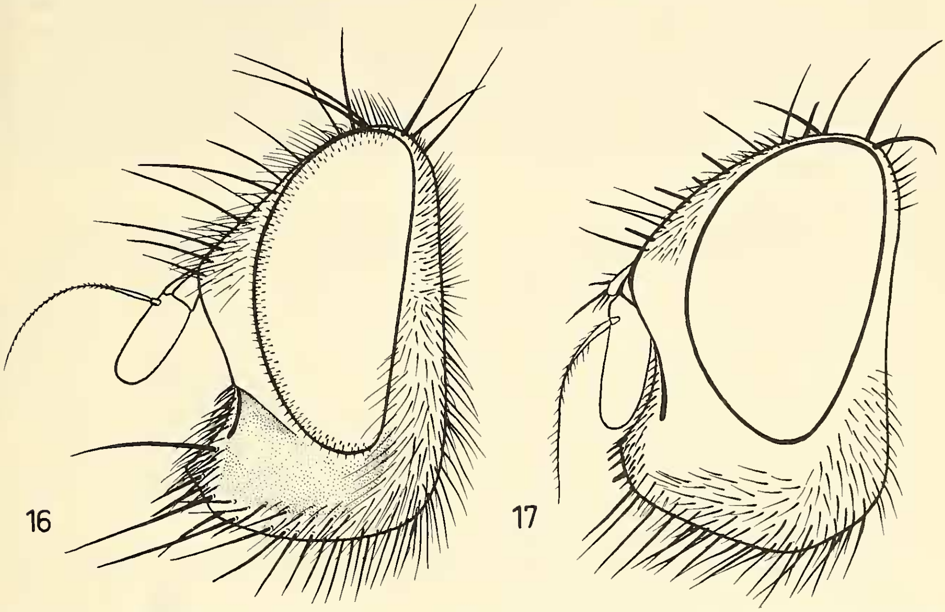


Abb. 16 und 17. Kopfprofil des Weibchens von *Reinwardtia tachinina* B. B. (16; Typus) und *Calliphoroides antennatis* Hutton (17). In Abb. 16 erscheint das etwas nach vorn gerichtete 3. Fühlerglied perspektivisch leicht verkürzt.

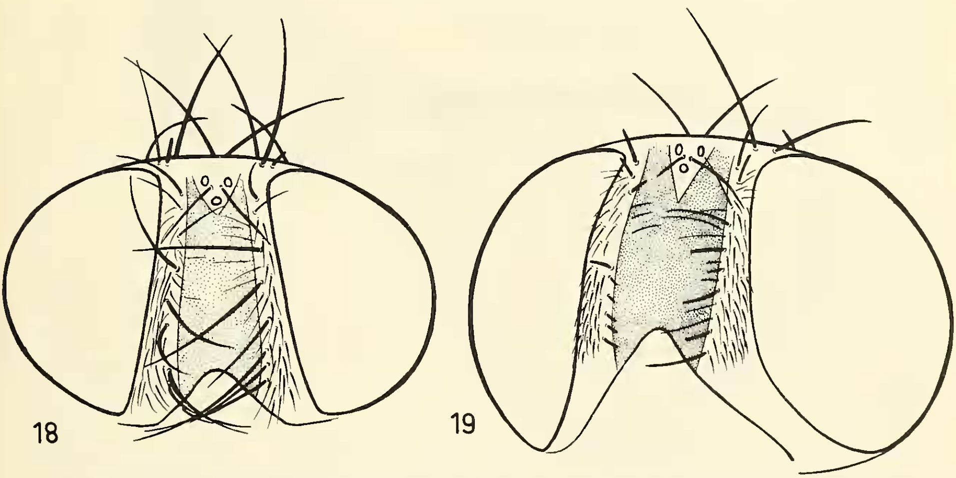
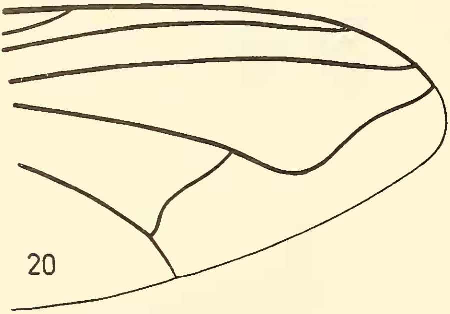


Abb. 18 und 19. Stirn des Weibchens von *Reinwardtia tachinina* B. B. (18; Typus) und *Calliphoroides antennatis* Hutton (19).

Ungeklärt ist die Stellung der mir unbekannten Gattung *Coenosopsia* (MALLOCH 1924; eine neotropische Art). Nach der Beschreibung des Weibchens durch ALBUQUERQUE (1953), der *Coenosopsia* als „atypische“ Gattung der Phaoniinae bezeichnet, kann sie wohl nur zu den „Hydrotaeini“ gehören. Mit den Coenosiinae hat sie jedenfalls nichts zu tun. Das Vorhandensein einer proklinaten Frontorbitalborste beim Weibchen läßt,

nach unseren bisherigen Kenntnissen, eigentlich nur 2 Möglichkeiten offen: Zugehörigkeit der Gattung zu den Muscinae oder zu den Cyrtoneurininae. Die zuletzt genannte Alternative ist wenig wahrscheinlich und wird wohl auch durch die nackte Pteropleura widerlegt. So scheint alles bisher Bekannte für die Zugehörigkeit von *Coenosopsia* zu den Muscinae (nicht aber zu den Muscini!) zu sprechen. Vom Legrohr bildet Albuquerque leider nur die Spitze ab. Danach sind lange, getrennte Cerci vorhanden, etwa wie bei der Gattung *Hydrotaea*. Über eine etwaige Bewimperung der Hinterhüften wird nichts gesagt. Die genaueren Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Coenosopsia* sind jedenfalls noch ungeklärt. Dasselbe gilt für *Pachyceramyia* (Albuquerque 1955: eine neotropische Art).



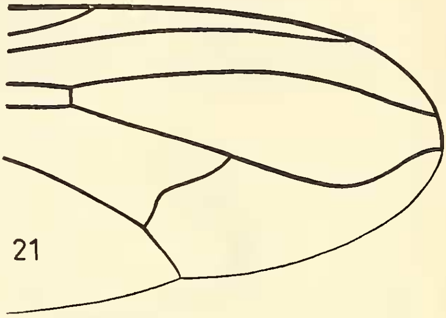


Abb. 20 und 21. Distalhälfte des Flügels von *Reinwardtia tachinina* B. B. (20; Typus) und *Calliphoroides antennatis* Hutton (21).

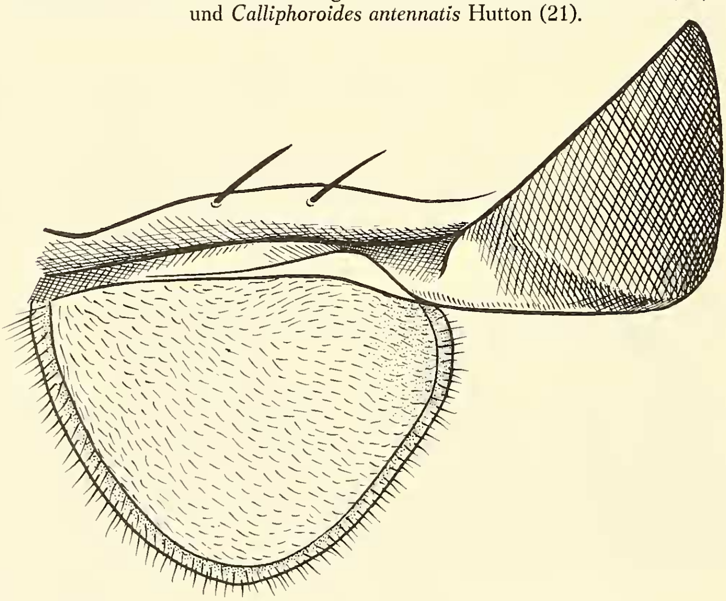


Abb. 22. Thorakalschüppchen von *Calliphoroides antennatis* Hutton.

Zu den „Hydrotaeini" stelle ich vorläufig auch eine Gruppe von Gattungen, die nach dem Bau ihres Legrohres (Abb. 10—15) zu den Muscinae gehören, denen aber, ebenso wie den anderen „Hydrotaeini", die abgeleiteten Merkmale der Muscini fehlen. Von den meisten Muscinae und vor allem von sämtlichen anderen Gattungen, die hier unter dem Namen „Hydrotaeini" zusammengefaßt sind, unterscheiden sie sich durch das Fehlen der proklinaten Frontorbitalborste.

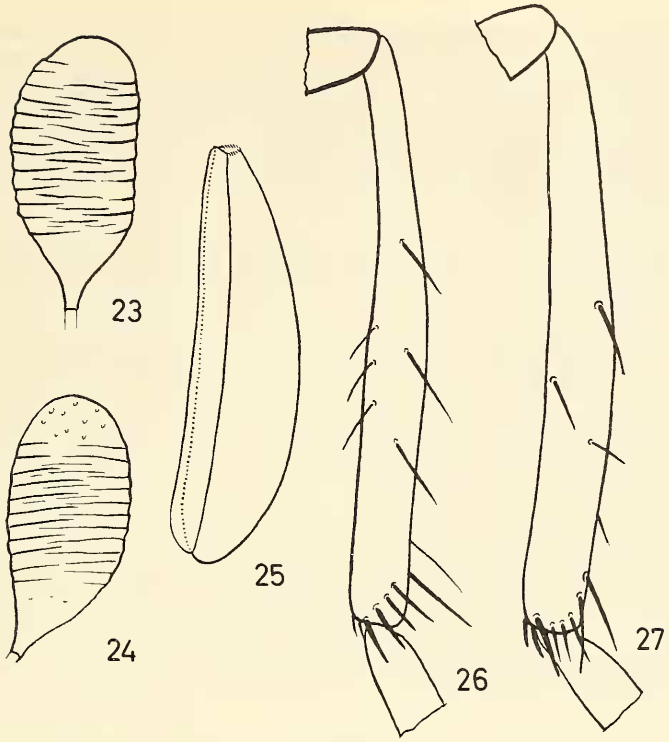


Abb. 23—27. *Reinwardtia tachinina* B. B. (23: Spermatheke; 26: linke t_3 von außen) und *Calliphoroides antennatis* Hutton (24: Spermatheke; 25: Ovarialei; 27: linke t_3 von außen).

Muscina (3 holarktische Arten, eine endemisch in Paläarktis, 3 endemisch in Nearktis) (Abb. 10).

Passeromyia (= *Ornithomusca* Tnsd.; 3 Arten in der aethiopischen und orientalischen Region bis Südaustralien verbreitet) (Abb. 11).

Synthesiomyia (eine durch Verschleppung kosmopolitische Art).

Calliphoroides (eine Art in Neuseeland). Von der einzigen Art dieser Gattung liegt mir nur ein schlecht erhaltenes Weibchen vor. Bei ihm ist die Pteropleura nur auf dem Steg, der zum Metapleuralcallus führt, fein samtartig behaart. Die proklinate ors der Stirn fehlt (Abb. 17, 19). Im übrigen ist die Beborstung der Stirn schlecht erhalten. Die Schüppchen sind schwärzlich und behaart (Abb. 22), das untere ist wie bei den meisten Muscini (aber auch bei anderen Muscidae) stark verbreitert. Die Posterodorsalborste der Hinterschienen ist sehr schwach entwickelt. Die Biegung des Endabschnittes von m_1 ist nur schwach und gerundet (Abb. 21). Die Fühlerborste kann vielleicht als kurz gefiedert bezeichnet werden. Wie lang die Fiederhaare wirklich sind, läßt sich aber nicht feststellen, weil sie bei dem einzigen vorliegenden Tier sämtlich abgestoßen und nicht in voller Länge erhalten sind. Bei einigen unreifen, aus dem Abdomen herauspräparierten Eiern (Abb. 25) scheinen zu beiden Seiten des Dorsalfeldes wohlentwickelte Flügelleisten vorhanden zu sein.

Reinwardtia (eine Art in Südamerika). Nach den Typen (im Naturhistorischen Museum Wien) stimmt die Gattung in manchen Merkmalen mit *Calliphoroides* überein. Das gilt insbesondere für die schwärzlichen und kurz behaarten Schüppchen. Das untere ist verhältnismäßig breit, aber gerundet. Die proklinate ors fehlt (Abb. 16, 18). Fühlerborste nicht gefiedert, sondern nur kurz pubeszent. Die Pteropleura ist nur

auf dem Steg, der sie mit dem Metapleuralcallus verbindet, kurz und samtartig behaart, im übrigen nackt. Auf den Hinterschienen ist eine nicht ganz kurze, aber schwache Posterodorsalborste vorhanden (Abb. 26). Auffällig sind die metallisch blaue Körperfärbung und die starke Entwicklung der Beborstung. Das Scutellum ist flach gerundet und trägt am Hinterrande jederseits 5 Makrochaeten (einschließlich der apikalen). Die Biegung des Endabschnittes von m_1 bildet ein verhältnismäßig scharfes Knie (Abb. 20).

Im Fehlen der proklinaten ors stimmen die genannten Gattungen mit den Phaoniinae (bzw. der gesamten Gruppe C. 2) überein. Es scheint aber, daß die Übereinstimmung auf Konvergenz beruht. In das Bild der Phaoniinae passen (abgesehen von der Ausbildung des Legrohres) *Muscina* und ihre Verwandten insofern nicht hinein, als sie im Larvenzustande (3 freie Larvenstadien, wohlausgebildeter pharyngealer Filterapparat) sehr ursprünglich sind, während das Legrohr sehr abgeleitete Merkmale besitzt. Beziehungen zu den „Muscinae" (= Muscini im Sinne der vorliegenden Arbeit) sind früher oft vermutet, in neuerer Zeit aber meist bestritten worden. Das letztere ist insofern richtig, als *Muscina* mit ihren Verwandten sicher nicht zu den Muscini selbst gehört. Ihre näheren Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Gattungen der Muscinae sind aber auch heute noch ungeklärt. Obwohl bei der einen oder anderen Art Übereinstimmungen mit den Muscini auftreten (verbreitertes Thorakalschüppchen, Biegung des Endabschnittes von m_1, mäandrisch gewundene Hinterstigmenschlitze der Larven), scheint ein Schwestergruppenverhältnis zu den Muscini nicht zu bestehen. Ein solches muß man wahrscheinlich eher für die *Hydrotaea-Ophyra*-Gruppe annehmen. Unsere Kenntnis der Merkmalsverteilung ist aber noch zu gering, als daß hierüber schon eine endgültige Entscheidung möglich wäre.

b) Muscini

Die Muscini sind sicherlich eine monophyletische Gruppe. Als abgeleitete Merkmale sind allen hierher gehörenden Arten gemeinsam:

die behaarte Pteropleura,
die mäandrisch gewundenen Hinterstigmen der Larven,
die Fiederung der Fühlerborste.

Alle 3 Merkmale teilen die Muscini mit den Stomoxyinae; aber die Übereinstimmung zwischen diesen beiden Gruppen beruht vielleicht auf Konvergenz (siehe S. 76).

Mit den „Hydrotaeini" verbindet die Muscini der Bau des weiblichen Legrohres und mit der *Hydrotaea-Ophyra*-Gruppe im besonderen vielleicht die Morphologie des Eies: die Rückbildung der Flügelleisten zu beiden Seiten des dorsalen Schlüpffeldes und die Plastron-Struktur des gesamten Chorions. Obwohl diese beiden (zweifellos abgeleiteten) Merkmale für die Muscini sehr charakteristisch sind, gehören sie möglicherweise schon zum Grundplan einer übergeordneten monophyletischen Gruppe, in der mit den Muscini auch mindestens die Gattungen *Hydrotaea* und *Ophyra* zusammengefaßt werden müßten. Für die Entscheidung dieser Frage fehlen aber zunächst noch wichtige Voraussetzungen.

Durch die Lebensweise ihrer Larven ist diese Gruppe offenbar (im Grundplan) an die Exkremente der Säugetiere gebunden. Auch in dieser Beziehung schließt sie sich recht gut an die *Hydrotaea-Ophyra*-Gruppe an. Innerhalb der Muscini läßt sich sehr deutlich der schrittweise Übergang von der Koprophilie zur Koprophagie erkennen, der sich auch in der Umgestaltung des Cephalopharyngealskelettes der Larven ausprägt. Bemerkenswert ist, daß die Muscini hauptsächlich altweltlich verbreitet sind. Selbst die verhältnismäßig wenigen in Nordamerika endemischen Arten stehen jeweils einzelnen paläarktischen Arten nahe.

Die Gattung *Polietes* (etwa 6 paläarktische, 2 nearktische Arten) ist vielleicht (möglicherweise zusammen mit *Graueria*) allen anderen Muscini als Schwestergruppe gegenüberzustellen. Bei ihr ist das Thorakalschüppchen noch schmal und zungenförmig (so

allerdings auch bei *Pyrellina*) und der Endabschnitt von m_1 gerade. Auch die Larven sind ursprünglich gebaut, aber nicht ursprünglicher als auch bei manchen anderen Muscini. In den Imaginalmerkmalen stimmt die Gattung *Graueria*[7] mit *Polietes* überein. VAN EMDEN hielt sie für „transitional between the *Phaonia*-group" und der *Dichaetomyia*-Gruppe. Ein Pärchen von *Gr. setinervis* Stein konnte ich im British Museum untersuchen. Nach der ausgiebig behaarten Pteropleura, dem Vorhandensein einer langen Posterodorsalborste auf den Hinterschienen, der beiderseits lang gefiederten Fühlerborste und der Ausbildung der Cerci halte ich sie für eine Art aus der Tribus Muscini. Leider sind alle Kopfborsten abgebrochen, so daß nicht festgestellt werden kann, ob beim Weibchen eine proklinate ors vorhanden war oder nicht. Auch die genauere Morphologie des weiblichen Legrohres konnte ich natürlich nicht untersuchen.

Bei allen anderen Muscini ist der Endabschnitt von m_1 mehr oder weniger gebogen, und das Thorakalschüppchen ist meist (außer bei *Pyrellina*) verbreitert.

Mesembrina, eine zweifellos monophyletische Gattung, hat wie *Polietes* noch ursprünglich gebaute Larven und ist wie diese Gattung ausschließlich holarktisch verbreitet. Von den 3 nearktischen Arten steht jede einzelne einer bestimmten paläarktischen Art nahe.

Bei den Larven der Gattungen *Pyrellia, Dasyphora, Rypellia, Morellia, Pyrellina, Orthellia* und *Musca* sind die Dentalsklerite getrennt und die akzessorischen Spangen im Cephalopharyngealskelett zurückgebildet. Rudimente dieser Spangen sind allerdings oft noch vorhanden. Bisher ist aber die Frage nicht geklärt, ob hier synapomorphe Übereinstimmungen vorliegen, die genannten Gattungen also (vielleicht zusammen mit der neotropischen Gattungsgruppe *Biopyrellia* — *Chaetopyrellia* — *Parapyrellia*) eine monophyletische Einheit bilden, oder ob wir in gewissem Umfange Konvergenz (Parallelentwicklung) annehmen müssen.

Zu den ungeklärten Fragen gehört auch die Stellung der 7 äthiopische Arten (VAN EMDEN 1942) umfassenden Gattung *Pyrellina*.

MALLOCH hatte sie in der Urbeschreibung (1923) mit *Dasyphora* verglichen. Später (1925) sagt er: "This genus has the lower calyptra rounded at apex and narrow, distinctly separated from scutellum at base, a character that appears to link the genus more closely with Phaoniinae than with Muscinae, though the bend of the fourth vein is characteristic of the latter." Während MALLOCH die Gattung trotzdem „tentitavely" bei den „Muscarinae" beläßt, zieht es VAN EMDEN (1939) vor, „to consider this genus as ending the Phaoniinae and leading over to the Muscinae". Damit ist über die phylogenetische Verwandtschaft von *Pyrellina* freilich gar nichts gesagt. Später (1942) stellt VAN EMDEN *Pyrellina* zur *Dichaetomyia*-Gruppe.

Meiner Ansicht nach gehört die Gattung ohne Zweifel zu den Muscini. Mit dieser Gruppe stimmt sie in der behaarten Pteropleura überein. Dieses Merkmal teilt sie zwar auch mit der *Dichaetomyia*-Gruppe (Phaoniinae), aber das Weibchen von *Pyrellina* hat 1 starke proklinate ors und 1 Posteroventralborste an den Mittelschienen. Beide Merkmale fehlen bei der *Dichaetomyia*-Gruppe, sind aber, ebenso wie die Biegung des Endabschnittes von m_1, für die Muscini (wenn auch nicht für alle) charakteristisch.

Gegen die Annahme einer Zugehörigkeit von *Pyrellina* zur *Dichaetomyia*-Gruppe sprechen auch mehrere abgeleitete Merkmale des Eies und der Larven, in denen *Pyrellina* mit den Muscini übereinstimmt. Ei und Larve von *P. rhodesi* Malloch sind bei CUTHBERTSON (1938) beschrieben und abgebildet. Danach fehlen dem Ei die Flügelleisten zu beiden Seiten des dorsalen Mittelfeldes. Leider ist die Struktur der Eischale nicht bekannt. Die Larve besitzt nur Reste der akzessorischen Spangen im Cephalopharyngealskelett, 2 getrennte Dentalsklerite und gebogene Hinterstigmenschlitze. Diese Merkmale kommen nur bei den Muscini vor. Dasselbe gilt für den Bau des Legrohres (Abb. 28), das mit dem der Muscini so genau übereinstimmt, wie das nur möglich ist.

Schwierigkeiten für die Beurteilung der näheren Verwandtschaftsbeziehungen von *Pyrellina* ergeben sich nur aus dem schmalen Thorakalschüppchen. Das gehört zwar ebenfalls zum Grundplan der Muscini, kommt hier als offenbar plesiomorphes Merk-

[7] Der Name *Graueria* Curran 1935 ist präokkupiert durch *Graueria* Hartert 1908 (Aves).

mal aber nur bei der Gattung *Polietes* vor. Aber diese Gattung hat auch relativ ursprüngliche Larvenmerkmale, während *Pyrellina* in der Reduktion der akzessorischen Spangen und in der Trennung der Dentalsklerite mit den abgeleitetsten Gattungen der Muscini übereinstimmt, auf die auch die metallische Körperfärbung hinweisen könnte. Möglicherweise ist das schmale Schüppchen bei *Pyrellina* kein ursprüngliches Merkmal. Man könnte sich denken, daß die sekundäre Verschmälerung (?) des Schüppchens mit der Lebensweise zusammenhängt; denn die Larven von *Pyrellina* sind in faulenden Früchten von *Conopharyngia* spec. gefunden worden. Sie sind also möglicherweise nicht koprophil. Das sind aber alles ganz ungeklärte Fragen.

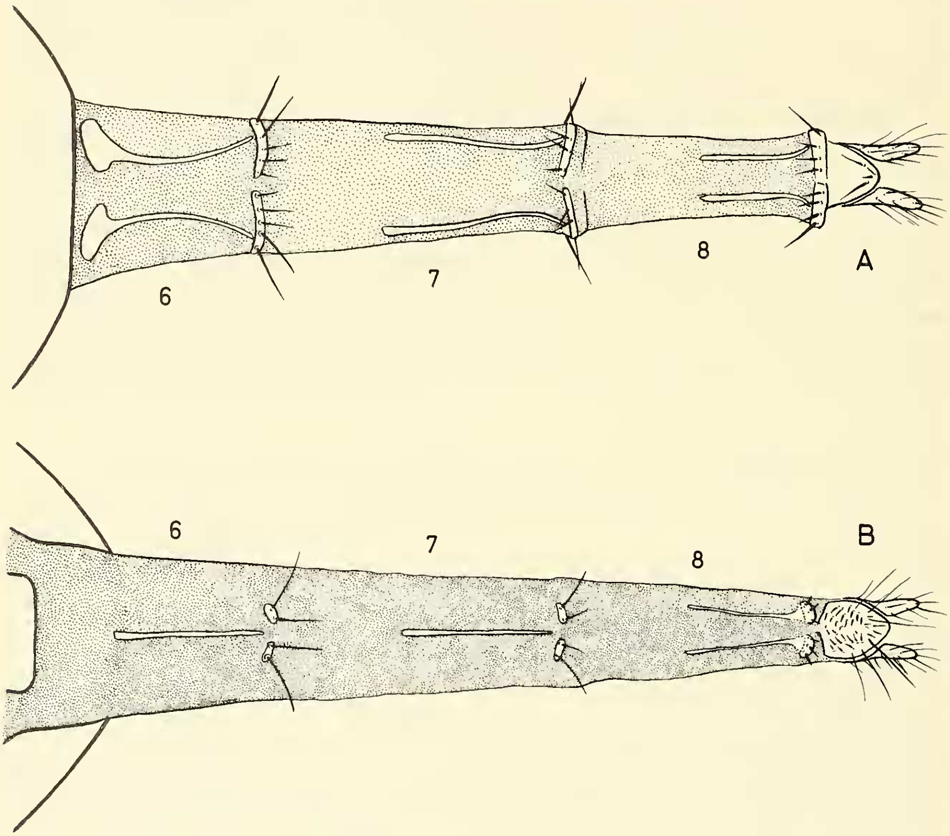


Abb. 28. Legrohr des Weibchens von *Pyrellina distincta* Walk. (A: Dorsal-, B: Ventralansicht).

Nahe verwandt mit *Pyrellina* (bzw. vielleicht in diese Gattung einzuschließen) ist auch *Deltotus facetus* Séguy von Madagaskar. Ich habe die Typen dieser Art im Museum Paris mit *Pyrellina rhodesi* Malloch vergleichen können.

Die artenreiche, metallisch gefärbte Gattung *Orthellia*[8] ist wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe, die vorwiegend in den paläotropischen Regionen verbreitet ist. Die wenigen papuanisch-australischen Arten sind höchstwahrscheinlich erst in jüngerer Zeit in dieses Gebiet eingewandert. In der Neuen Welt (Nord- und Südamerika) kommt, als sicherlich junger Einwanderer, nur eine der 3 paläarktischen Arten vor.

---

[8] Außer den von mir (1955—1964) angeführten Synonymen wäre noch zu nennen: *Trichostenomitra* Enderlein 1935.

Die hohe Artenzahl hat immer wieder zu Versuchen geführt, die Gattung in eine Anzahl kleinerer Gattungen zu zerlegen. Das führt gegenwärtig aber nur dazu, die Monophylie der Gesamtgruppe zu verschleiern. Man müßte, um diese zum Ausdruck zu bringen, die Splittergattungen wieder etwa in einer „Gattungsgruppe *Orthellia*" zusammenfassen.

Unklar sind die Verwandtschaftsbeziehungen der etwa 5 orientalische Arten (siehe Séguy 1935) umfassenden Gattung *Rypellia*. Die Species typica (*flavipes* Malloch) wurde ursprünglich von Malloch in der Gattung *Orthellia* beschrieben. Zimin (1951) stellt *Rypellia* als Untergattung zu *Pyrellia*, gibt aber zugleich an, ihr komme eine Zwischenstellung zwischen *Pyrellia* und *Orthellia* zu. Das ist freilich keine brauchbare Aussage über die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung. Deren Beurteilung wird noch dadurch erheblich erschwert, daß auch Umfang und Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Pyrellia* (Syn. wahrscheinlich: *Mitroplatia* Enderlein 1935) zur Zeit recht undurchsichtig sind. Es ist bisher nicht möglich, apomorphe Grundplanmerkmale anzugeben, mit deren Hilfe *Pyrellia* als monophyletische Gruppe begründet werden könnte. Viele der früher in der Gattung beschriebenen Arten aus den altweltlichen Tropen gehören zu *Orthellia* oder auch (?) zu anderen Gattungen. Andere sind bisher überhaupt ungedeutet. Das gilt auch für eine Anzahl der von Séguy (1937) angeführten Arten. Infolgedessen ist es zur Zeit nicht möglich, etwas über das Verbreitungsbild und die engeren Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung anzugeben. Sicher ist nur, daß mehrere endemische Arten in der äthiopischen, paläarktischen und orientalischen Region vorkommen und daß mindestens eine, sicherlich einer jungen Faunenschicht angehörende Art (*australis* Curran) in Australien bis nach N. S. Wales verbreitet ist. Besonders interessant wäre es, zu wissen, ob die Gattung auch in der Neuen Welt vorkommt. Die meisten aus Amerika in der Gattung *Pyrellia* beschriebenen Arten dürften zwar in die *Parapyrellia*-Gruppe gehören. Ich habe mir aber im Zoologischen Museum Berlin notiert, daß *Pyrellia violacea* R.-D. (aus Südamerika) wirklich zur Gattung *Pyrellia* gehört. Nahe verwandt mit *Pyrellia* ist anscheinend die Gattung *Dasyphora*, deren Abgrenzung gegenüber *Pyrellia* etwas unsicher ist.

Diese Gattung *Dasyphora* ist ausschließlich paläarktisch, in Nordamerika nur mit einer holarktischen Art, verbreitet. Von einigen Arten ist bekannt, daß sie vivipar sind und daß die Larven im III. Stadium geboren werden. Diese Viviparie prägt sich anscheinend auch im Bau der weiblichen Geschlechtsorgane aus. Falls sich zeigen sollte, daß das für alle Arten gilt, dann wäre *Dasyphora* als monophyletische Gruppe gut begründet. Aber *D. cyanella* ist ovipar und durchläuft nach dem Schlüpfen alle 3 Larvenstadien. Dasselbe dürfte für *zimini* und möglicherweise auch *cyanicolor* gelten. Bei diesen 3 Arten ist ungeklärt, ob sie zu *Pyrellia* oder *Dasyphora* gehören. Unsicher ist auch die Stellung von *pavlovskyi* Zimin, einer ostasiatischen Art, die Zimin (1951) als Vertreterin einer eigenen Untergattung *(Dasyphoromima)* zu *Pyrellia* stellt. Sehr zweifelhaft ist es mir, ob eine kürzlich aus Europa beschriebene Art (*occidentalis* Peris & Llorente 1963) wirklich mit der ostasiatischen *pavlovskyi* nahe verwandt ist, wie ihre Autoren annehmen (siehe dazu die Bearbeitung der paläarktischen Arten).

Die Gattung *Morellia* scheint vor allem durch das in charakteristischer Weise abgestutzte Hinterende der Larven als monophyletische Gruppe gut begründet zu sein. Dieses Merkmal ist aber leider bisher längst nicht von allen Arten bekannt. Dasselbe gilt für die im II. Larvenstadium nach oben gebogenen Mundhaken, die nach Thomson (1937) für *Morellia* charakteristisch sein sollen. Sicher scheint zu sein, daß die Gattung mit einer Anzahl endemischer Arten in den paläotropischen Regionen (einschließlich Australien, hier aber wahrscheinlich einer jüngeren Faunenschicht angehörend), in der paläarktischen und, mit wenigstens einer endemischen Art, auch in der nearktischen Region verbreitet ist. Problematischer ist das Vorkommen der Gattung in der neo-

tropischen Region. Am besten begründet ist wahrscheinlich die Annahme, daß die „Gattung“ *Sarcopromusca* mit etwa 3 neotropischen Arten von *Morellia* nicht verschieden ist. Leider sind die Larven dieser neotropischen Gruppe bisher nicht bekannt.

Das gilt auch für die Artengruppe *Parapyrellia* — *Biopyrellia* — *Chaetopyrellia*, die mit etwa 12 Arten auf die neotropische Region beschränkt ist. Die Arten sind, hauptsächlich wohl wegen ihrer metallischblauen Körperfärbung, früher zum Teil unter dem Gattungsnamen *Pyrellia* beschrieben worden. Albuquerque (1956) stellt sie in die Gattung *Morellia*. Wahrscheinlich ist wohl, daß die von Townsend auf die 3 „Gattungen“ *Parapyrellia, Biopyrellia* und *Chaetopyrellia* verteilten Arten zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Ich halte es aber keineswegs für erwiesen, daß diese Gruppe mit *Morellia* am nächsten verwandt ist. Es ist durchaus möglich, daß sie als neotropische Vikariante (Schwestergruppe) einer umfassenderen altweltlichen Verwandtschaftsgruppe anzusehen ist. Ohne Kenntnis der Larven wird diese Frage aber wohl kaum zu entscheiden sein.

Als monophyletische Gruppe ist sicherlich die Gattung *Musca* anzusehen. Diese Annahme wird durch ein apomorphes Merkmal (ein besonderes Sinnesorgan im 3. Fühlerglied) gestützt, das nach der Versicherung von Patton nur bei dieser Gattung vorkommt.

Die Gattung ist mit einer größeren Anzahl (einigen 70) von Arten ausschließlich in der Alten Welt, vorwiegend in den paläotropischen Regionen, verbreitet. In der Neuen Welt ist sie nur durch die kosmopolitische und wahrscheinlich eingeschleppte *Musca domestica* vertreten. Es wäre wichtig, die Schwestergruppe von *Musca* zu kennen. Unter den altweltlichen Gattungen scheint *Morellia* mit *Musca* am nächsten verwandt zu sein. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Musca* einerseits und *Morellia-Parapyrellia* s. l. andererseits besteht.

Etwas unklar ist die Stellung der neotropischen Gattung *Dasymorellia* (Syn.: *Chlorellia*). Nach Snyder (1949) steht sie der äthiopischen Gattung *Pyrellina* nahe. Die Stellung dieser Gattung ist aber ebenfalls nicht ganz geklärt (siehe oben). Es wäre wichtig, zu wissen, ob *Dasymorellia* mit der ebenfalls neotropischen *Parapyrellia*-Gruppe oder mit einer altweltlichen Gattung oder Gattungsgruppe am nächsten verwandt ist. Auf jeden Fall gehört sie zu den Muscini, wie ich mich in London (British Museum) überzeugt habe.[9]

Die ebenfalls neotropische Gattung *Xenomorellia* soll nach Albuquerque (1952, p. 6) mit *Dasymorellia* am nächsten verwandt sein. Man wird sich daher fragen, ob es richtig ist, in dieser monophyletischen (?) Gruppe 2 Gattungen zu unterscheiden.

Die Gattung *Neopyrellia* (1 neotropische Art) steht nach der Beschreibung von Townsend der Gattung *Parapyrellia* nahe. Nach Albuquerque (1955) soll sie aber zu den „Phaoniinae“ gehören. Die sehr schlechte Abbildung des weiblichen Legrohres (l. c., Fig. 8), das für die Beantwortung dieser Frage mitentscheidend wäre, könnte aber auch dafür sprechen, daß die Gattung zu den Muscinae gehört. Die Darstellung ist zu unklar, als daß man das danach und auf Grund der Abbildung entscheiden könnte.

Ungeklärt ist die Stellung der papuanisch-orientalischen Gattungen *Gordonia*[10] und *Phaomusca*. Von *Gordonia fulvithorax* Malloch (der einzigen Art dieser Gattung; Queensland) liegt mir nur ein schlecht erhaltenes Männchen vor.

Soweit danach ein Urteil möglich ist, möchte ich die Zugehörigkeit der Gattung zu den Muscini für wahrscheinlich halten. Die mir ganz unbekannte Gattung *Phaomusca* (1 Art von den Philippinen) soll nach Mallochs Beschreibung (1926) der Gattung

[9] *Cyacyrtoneura* (Townsend 1931 = *Cyrtoneuropsis* Townsend 1931 nec Malloch: 1 neotropische Art) scheint der Gattung *Dasymorellia* nahezustehen. Im übrigen gilt für diese Gattung dasselbe wie für *Dasymorellia*.

[10] Der Name *Gordonia* Malloch 1926 ist durch *Gordonia* Newton 1892 (Rept. fossil.) präokkupiert.

Polietes ähnlich sein. Es ist mir nach dieser Beschreibung aber nicht möglich, zu entscheiden, ob *Phaomusca* zu den Muscinae (dann wohl sicher zu den Muscini) oder zur *Dichaetomyia*-Gruppe der Phaoniinae gehört.

C. 2 (Unterfamilien Phaoniinae — Mydaeinae — Limnophorinae — Coenosiinae)

Die Annahme, daß die in dieser Gruppe zusammengefaßten Unterfamilien eine monophyletische Einheit bilden, ist nicht sehr sicher begründet.

Als abgeleitete Grundplanmerkmale können angegeben werden:

1. Fehlen der proklinaten ors beim Weibchen (Textfig. 36 u. a.).
2. Distalabschnitt des Aedeagus zu einem membranösen Sack reduziert.

(3.) Fehlen der Börstchen am Innenrande der Hinterhüften.

Das zuletzt genannte Merkmal hat kaum eine Bedeutung. Die Annahme, daß es sich hierbei um ein abgeleitetes Merkmal handelt, das zum Grundplan der Muscidae gehören könnte, ist nicht sicher begründet. Sie beruht nur auf der Erwägung, daß es sowohl bei ursprünglichen Fanniinae wie bei ursprünglichen Muscinae und bei einigen Cyrtoneurininae vorhanden ist. Aber auch wenn die Annahme zutreffen sollte, ist wenig gewonnen, denn die in Frage stehenden Börstchen fehlen bei so zahlreichen Muscidae, daß ihr Fehlen kaum zur Begründung einer monophyletischen Gruppe herangezogen werden könnte.

Fast das gleiche gilt für die Ausbildung des Aedeagus.

Schließlich ist auch die proklinate ors bei den Muscidae sicherlich mehrmals unabhängig verlorengegangen: Sie fehlt bei den Fanniinae, bei den meisten Cyrtoneurininae und einigen Muscinae.

So beruht die Annahme, daß die in der Gruppe C. 2 zusammengefaßten Unterfamilien zusammen eine monophyletische Einheit bilden, mehr auf allgemeinen Erwägungen über die wahrscheinliche Merkmalsentwicklung bei den Muscidae, die bei den Phaoniinae vorgeführt werden sollen, als auf direkten „Beweisen".

D. 1 (Unterfamilie Phaoniinae)

Der Unterfamilienname Phaoniinae wird gegenwärtig in recht verschiedenem Sinne gebraucht. Van Emden (1951) faßt unter diesem Namen die Tribus Limnophorini, Mydaeini, Phaoniini und Dichaetomyiini zusammen, schließt aber die „Lispinae" und „Coenosiinae" aus. Auf jeden Fall aber wird zu den „Phaoniinae" stets auch die Gattung *Achanthiptera* (siehe S. 21) und eine weitere Gruppe von Gattungen gestellt, die ich — provisorisch zusammengefaßt in der „Tribus Hydrotaeini" — aus Gründen, die bei der Besprechung dieser Gruppe angegeben sind (S. 25), zu den Muscinae stelle.

Eine Möglichkeit, die Phaoniinae als monophyletische Gruppe zu begründen, gibt es bisher kaum. Alle hierher gestellten Gattungen unterscheiden sich von der Gruppe D. 2 (Mydaeinae — Limnophorinae — Coenosiinae) übereinstimmend dadurch, daß im weiblichen Legrohr die Cerci mit ihren freien Enden als zylindrische, rundherum sklerotisierte und beborstete Gebilde die Postgenitalplatte überragen. Das ist indessen ein ursprüngliches Merkmal, das wohl die Zugehörigkeit seiner Träger zur Gruppe D. 2 ausschließt, diese Träger selbst aber nicht als Glieder einer monophyletischen Gruppe ausweist.

Die einzigen zweifellos abgeleiteten Merkmale, die alle in der Gruppe Phaoniinae zusammengefaßten Arten (soweit bekannt) gemeinsam besitzen, sind die Merkmale, die oben für den Grundplan der Gruppe C. 2 angegeben wurden. Im Vorhandensein dieser Merkmale stimmen die Phaoniinae mit den Mydaeinae — Coenosiinae — Limnophorinae überein. Die Erwägung, daß wenigstens für die beiden zuerst genannten Merkmale alle anderen Unterfamilien im Grundplan noch die ursprünglichere Ausprägungsform besitzen, ist maßgebend für die Annahme, daß die Phaoniinae mit den Mydaeinae — Limnophorinae — Coenosiinae näher verwandt sind als mit jenen anderen Unterfamilien. Dazu kommt, daß einige Gattungsgruppen der „Phaoniinae"

mit der Gruppe D. 2 (Mydaeinae usw.) noch in einem weiteren abgeleiteten Merkmal übereinstimmen: im Fehlen der Posterodorsalborste auf den Hinterschienen. Das gilt für die *Helina*- und für die *Dichaetomyia*-Gruppe. Es ist möglich, daß eine dieser beiden Gruppen mit den Mydaeinae — Limnophorinae — Coenosiinae (Gruppe D. 2) näher verwandt ist als die übrigen „Phaoniinae" und daß diese als paraphyletische Gruppe anzusehen sind.

Am häufigsten ist nähere Verwandtschaft zwischen der Gattung *Helina* (und eventuell einigen anderen, von ihr abgespaltenen Splittergattungen) und den Mydaeinae angenommen worden (siehe unten). Der Bau des Legrohres schließt diese Annahme aber mit ziemlich großer Wahrscheinlichkeit aus. Fast alle Phaoniinae, auch diejenigen, die im Vorhandensein einer Posterodorsalborste auf den Hinterschienen und im Besitze wohlausgebildeter, breiter Tergite im weiblichen Legrohr ursprüngliche Merkmale besitzen, stimmen miteinander darin überein, daß die Derivate des 8. Sternites auf 2 kleine Hinterrandsklerite reduziert sind (Textfig. 231). Das ist zwar ein wahrscheinlich abgeleitetes Merkmal, das bei den Muscidae mehrmals unabhängig entstanden ist. Die Gruppe D. 2 (Mydaeinae — Limnophorinae — Coenosiinae) ist aber im Grundplan hinsichtlich dieses Merkmals noch ursprünglicher. Das spricht dafür, daß die Reduktion der Derivate des 8. Sternites bei der Mehrzahl der Phaoniinae unabhängig vom Entwicklungsgange der Gruppe D. 2 erfolgt ist und daß die Phaoniinae in ihrer Hauptmasse, mit Einschluß der Gattung *Helina*, doch eine monophyletische Gruppe bilden.

Lediglich bei der *Dichaetomyia*-Gruppe gibt es möglicherweise Formen, die in der Ausbildung der Derivate des 8. Sternites noch ursprünglicher sind (Abb. 34, 35). Deren Legrohr wäre dann im ganzen noch ursprünglicher als das aller übrigen Glieder der Gruppe C. 2, und vom Legrohr aus könnte man nicht entscheiden, ob die *Dichaetomyia*-Gruppe zu den Phaoniinae gehört oder ob sie mit der Gruppe D. 2 (dann aber als Schwestergruppe aller übrigen Glieder dieser Gruppe) näher verwandt ist. Das Fehlen der Posterodorsalborste auf den Hinterschienen bei der *Dichaetomyia*-Gruppe und bei der Gruppe D. 2 (Mydaeinae — Limnophorinae — Coenosiinae) könnte dann als Synapomorphie gedeutet werden. Der Annahme einer näheren Verwandtschaft mit der Gruppe D. 2 stehen bei der *Dichaetomyia*-Gruppe also bisher keine triftigen Gründe entgegen wie bei der Gattung *Helina*. Aber unsere Kenntnisse von der Merkmalsverteilung bei den „Phaoniinae" beruht zur Zeit noch auf so wenigen Stichproben-Untersuchungen, daß alles in allem nur höchst unsichere Vermutungen über die Verwandtschaftsbeziehungen möglich sind. Die genauere Untersuchung der „Phaoniinae", die zur sicheren Begründung ihrer Monophylie oder zu ihrer Auflösung führen müßte, ist daher eine der dringendsten Zukunftsaufgaben in der Systematik der Muscidae.

a) *Phaonia-Helina*-Gruppe

Soweit bekannt, zeichnen sich alle Arten dieser Gruppe dadurch aus, daß die Derivate des 8. Sternites im weiblichen Legrohr zu 2 kleinen Hinterrandskleriten reduziert sind (Textfig. 231). Meist ist das Legrohr auch verlängert. Ursprüngliche, plattenförmige Tergite kommen nur bei wenigen Formen vor.

Die ursprünglichste mir bekannte Form des Legrohres kommt bei der Gattung *Dialyta* vor, bei der, wie bei *Phaonia* und einigen anderen Gattungen, auch eine Posterodorsalborste („Calcar") auf den Hinterschienen noch vorhanden ist.

Ich habe (1955—1964) diese Gattung als Synonym von *Phaonia* bezeichnet. Aber schon Herting (1957, p. 436) gibt an, daß die Tergite des weiblichen Legrohres „bei dem relativ kurzen Postabdomen von *Dialyta* sehr breit und plattenförmig" seien. Seine Angabe beruht auf der Untersuchung von *D. atriceps* Loew. Dasselbe gilt für *D. erinacea* Fallén, den Gattungstypus von *Dialyta* (Abb. 29). Die mit dieser Art am nächsten verwandten Arten (*erinacea*-Gruppe bei Hennig 1955—1964, p. 779) zeichnen sich unter anderem dadurch aus, daß auch die Männchen eine breite Stirn (mit

wohl ausgebildeten ors) besitzen wie die Weibchen. Ich habe (l. c., p. 777—778) die Ansicht vertreten, daß diese Artengruppe mit der „*nitida*-Gruppe" am nächsten verwandt ist. Nur das Legrohr von *halterata*, die in diese Gruppe gehört, habe ich untersuchen können und gefunden, daß tatsächlich auch hier die Tergite plattenartig ausgebildet sind. Ob das für alle Arten gilt, die ich in der *nitida*-Gruppe vereinigt habe, könnten nur genaue Untersuchungen zeigen, die mir leider aus Materialmangel un-

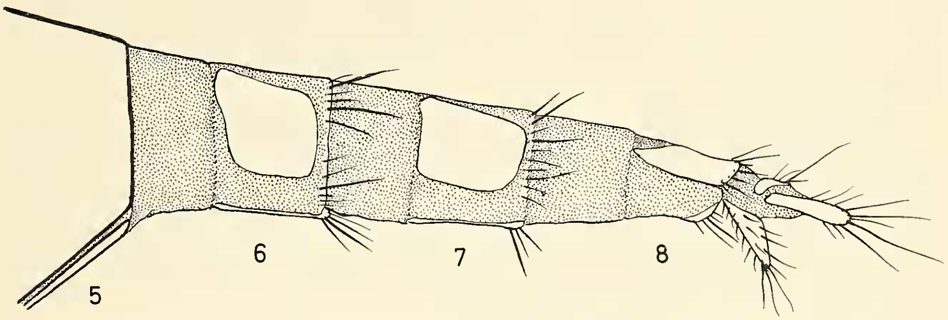


Abb. 29. Legrohr des Weibchens von *Dialyta erinacea* Meig.

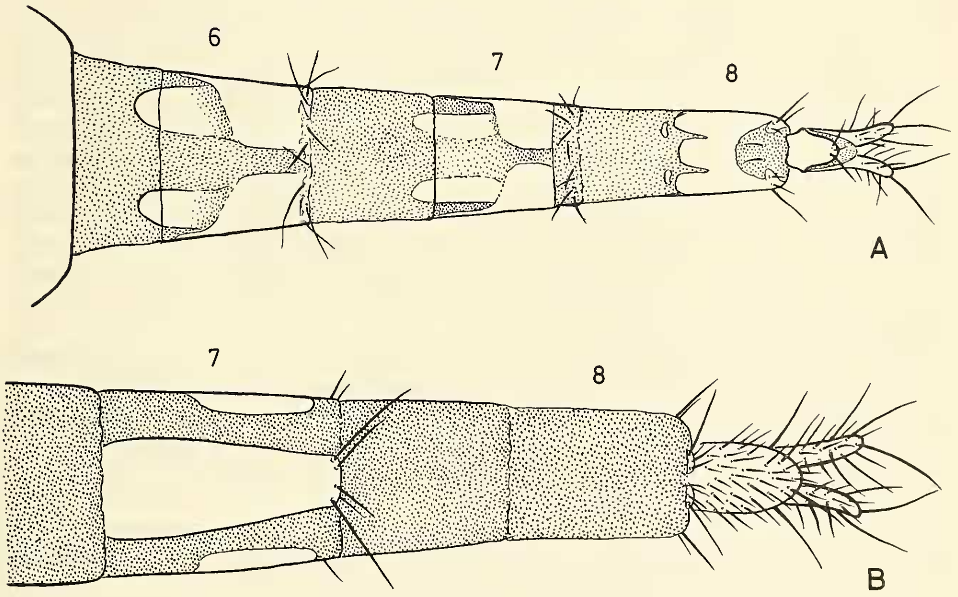


Abb. 30. Legrohr des Weibchens von *Atherigona varia* Meig. (A: Dorsalansicht; B: Ventralansicht, 7. und folgende Segmente).

möglich sind. Wenn sich die Vermutung von der nahen Verwandtschaft aller Arten der *nitida*- und *erinacea*-Gruppe bestätigen sollten, dann wäre für diese der Gattungsname *Dialyta* zu verwenden. Die „Reduktion der Fühlerborsten-Behaarung, der pra und der Bestäubung des Körpers" könnten vielleicht als abgeleitete Merkmale zur Begründung der Monophylie dieser Gruppe dienen. Bei *czernyi* ist die pra aber sehr lang.

Die Gruppe ist mit etwa einem Dutzend Arten ausschließlich in der paläarktischen Region verbreitet.

Sehr schwer zu beurteilen und auch heute noch durchaus problematisch ist die Gattung *Atherigona.* Meist wird sie zu den Coenosiinae gestellt, und ich habe (1955 bis 1964) etwas voreilig gesagt, an der Richtigkeit dieser Zuordnung könne heute kein Zweifel mehr bestehen. Aber der Bau des Legrohres (Abb. 30) schließt eine nähere Verwandtschaft mit den Coenosiinae aus. Die Breite der Tergite könnte als relativ plesiomorphes Merkmal zwar noch durchaus mit einer Zugehörigkeit zu den Coenosiinae vereinbar sein. Aber die Cerci sind nicht verkürzt wie bei allen Unterfamilien der Gruppe D. 2, sondern überragen als freie Anhänge die Postgenitalplatte sogar ziemlich weit. Auch der männliche Kopulationsapparat zeigt keine Übereinstimmung mit dem der Coenosiinae, und im Gegensatz zu allen Coenosiinae und Limnophorinae ist eine, wenn auch kurze, pra vorhanden.

Synapomorphe Übereinstimmungen mit den Muscinae und mit den Cyrtoneurininae oder den Stomoxyinae und ihren Verwandten lassen sich nicht nachweisen. So bleibt als einzige Möglichkeit, die Gattung als ein, hinsichtlich des Legrohres relativ plesiomorphes, Glied der Phaoniinae anzusehen. Einige abgeleitete Merkmale (Fehlen der proklinaten ors, Reduktion der Derivate des 8. Sternites im weiblichen Legrohr zu 2 kleinen Hinterrandskleriten) stimmen durchaus mit dem Grundplan der Phaoniinae überein. Das Fehlen der Posterodorsalborste auf den Hinterschienen ist innerhalb der Phaoniinae für die Gattung *Helina* charakteristisch.

Ein weiteres abgeleitetes Merkmal von *Atherigona* ist der in beiden Geschlechtern übereinstimmende Bau der Stirn und das Vorhandensein von nur einer (reklinaten) ors. Darin besteht (abgesehen von der Zahl der ors!) eine gewisse Übereinstimmung mit einer Artengruppe *(„Enoplopteryx")* von *Helina,* aber auch mit der *erinacea*-Gruppe von *Dialyta. Atherigona* und *Dialyta* sind, soweit bekannt und abgesehen von der *Dichaetomyia*-Gruppe, die einzigen Gattungen der Phaoniinae mit ursprünglicher Ausbildung des 6. und 7. Tergites im Legrohr. Das ist, im Gegensatz zu der Übereinstimmung im Bau der Stirn, allerdings eine auf Symplesiomorphie beruhende Übereinstimmung. Die starke Verlängerung der Fühler und die dadurch bedingte hohe Kopfform sind aber wieder Übereinstimmungen in abgeleiteten Merkmalen. Es ist aber sehr zweifelhaft, ob darin mehr als eine zufällige, durch Konvergenz entstandene Ähnlichkeit zwischen *Atherigona* und *Dialyta* (bzw. der *erinacea*-Gruppe) zu sehen ist. Jedenfalls müssen die Verwandtschaftsbeziehungen von *Atherigona* heute wieder als durchaus fraglich angesehen werden.

Die Gattung ist mit zahlreichen endemischen Arten vor allem in der äthiopischen und orientalischen Region verbreitet und hat von hier aus auch viele pazifische Inseln erreicht. In der südlichen paläarktischen Region ist sie nur mit einigen wenigen Arten vertreten. Die Neue Welt hat sie nur mit einer dort eingeschleppten Art erreicht.

Bei allen übrigen Phaoniinae ist das Legrohr lang und röhrenförmig. Die Tergite sind zu schmalen seitlichen Platten reduziert.

Lophosceles (4 paläarktische Arten, 1 davon auch in Nearktis) wurde früher mit den *Thricops*-Arten (Muscinae) in einer Gattung zusammengefaßt. *Lophosceles* ist aber zweifellos mit den *Phaonia*-Arten näher verwandt.

Phaonia stimmt mit *Lophosceles* darin überein, daß auf den Hinterschienen eine Posterodorsalborste vorhanden ist. Das ist wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal, da die gleiche Borste („Calcar") auch bei den Muscinae vorkommt. Die Ähnlichkeit der durch dieses Merkmal ausgezeichneten Gattungen beruht also auf Symplesiomorphie. Ein abgeleitetes Merkmal ist für die „Gattung *Phaonia*" bisher nicht bekannt. Es ist also möglich, daß es sich bei ihr um eine paraphyletische Gruppe handelt und daß die eine oder andere Artengruppe von *Phaonia* mit den bereits genannten Gattungen *(Dialyta* bis *Lophosceles)* oder mit *Helina* näher verwandt ist. Da aber auch die (im Fehlen des Calcar) abgeleitete Gattung *Helina* sehr artenreich und sehr weit verbreitet ist, dürfte der Fehler nicht sehr groß sein, wenn man *Phaonia* (aber wohl mit Ausschluß von *Dialyta,* siehe oben) als Gattung bestehen läßt.

Die Hauptmasse der Arten ist in der holarktischen Region verbreitet. Neben einer Reihe von holarktischen gibt es auch nicht wenige in der nearktischen und in der paläarktischen Region endemische Arten. Leider sind die Beziehungen dieser beiden Regionen bisher noch längst nicht so genau herausgearbeitet wie z. B. bei der Gattung *Fannia.* Diese Arbeit bleibt noch zu leisten. Auch aus dem orientalisch-papuanischen Gebiet und aus der äthiopischen Region (VAN EMDEN) sind mehrere endemische Arten beschrieben. Ihre Beziehungen zu den holarktischen Artengruppen sind bis jetzt nicht näher bekannt. Es gibt aber keinerlei Gründe für die Annahme, daß es sich bei ihnen um alte Elemente der betreffenden Faunengebiete handeln könnte. Dasselbe gilt für die Gattungen *Fraseria* (Malloch 1932, nec Bonaparte 1854: Aves; 1 Art: *F. fulvomaculata* Mall. in: Pahang; 2 ♀♀ im British Museum) und *Brachypalpus* (Macquart 1850; nec Laporte-Castelnau 1840, Coleoptera; 1 Art: *A. pilosus* Macq. in Neuguinea; Typus 1 sehr verstaubtes ♂ im Museum Paris), die nach meinen Notizen der Gattung *Phaonia* nahestehen.

Besonders wichtig wäre, wie bei vielen anderen Teilgruppen der Muscidae, die Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der neotropischen Arten.

Außer einer Anzahl von „*Phaonia*"-Arten sind aus der neotropischen Region noch die Gattungen *Psilochaeta* (Syn.: *Phyronota;* 4 Arten in den Anden und in Patagonien), *Brachygasterina* (2 Arten in Südchile; nach MALLOCH 1934 sehr ähnlich *Psilochaeta*), *Euphaonia* (1 Art in Feuerland; nach EDWARDS in MALLOCH 1934, p. 340 von *Brachygasterina* kaum verschieden), *Palpibracus* (= *Darwinomyia* = *Acrolasia;* 8—10 Arten in Südchile; nach MALLOCH 1934 und ALBUQUERQUE 1951), *Correntosia* (1 Art in Südchile; nach MALLOCH 1934 sehr ähnlich *Palpibracus*) und *Bigotomyia* (2 Arten in Nearktis: MALLOCH 1922, 7 in Mittel- und Südamerika, aber nicht in Südchile) beschrieben worden. Offenbar bilden die in den Gattungen *Psilochaeta* — *Brachygasterina* und *Euphaonia* zusammengefaßten Arten eine in Südamerika endemische Artengruppe, von der aber nicht bekannt ist, ob sie mit gewissen südamerikanischen *Phaonia*-Arten näher verwandt ist oder ob ihre Vorfahren unabhängig von diesen nach Südamerika gekommen sind. Ungeklärt ist die Frage, ob die Gruppe *Palpibracus* — *Correntosia* mit der *Psilochaeta*-Gruppe oder mit anderen „*Phaonia*"-Arten näher verwandt ist. MALLOCH (1934, p. 314) sagt: „There can be no objection to the acceptance of the theory that all three [gemeint sind *Psilochaeta, Brachygasterina* und *Palpibrachus* = *Darwinomyia*] are offshoots from *Phaonia* . . ." An anderer Stelle (1934, p. 316) meint er aber von *Palpibracus,* daß die Gattung „may have been derived from entirely different stock from that which produced *Phaonia* in Europa." Die „Gattung" *Bigotomyia,* die einzige, die auch in Nordamerika vertreten ist, scheint einer anderen holarktischen Artengruppe von *Phaonia* (*errans*-Gruppe?) nahezustehen. Für sie ist es am wahrscheinlichsten, daß sie in Südamerika einer jüngeren Faunenschicht angehört als die anderen genannten „Gattungen". Im übrigen ist es aber durchaus unsicher, mit wie vielen getrennten Stämmen die Gattung *Phaonia* nach Südamerika gekommen ist und zu welcher Zeit diese hier eingewandert sind.

Ganz unklar ist die Stellung der Gattungen *Pachyceramyia* (1 Art in Südbrasilien; nach ALBUQUERQUE 1955 Weibchen mit 1 ors) und *Neopyrellia* (1 Art in Südbrasilien; zu „Phaoniinae" nach ALBUQUERQUE 1955).

Die Gattung *Helina* gilt meist als sehr nahe verwandt mit der Gattung *Mydaea.* Ältere Autoren, wie STEIN, haben die beiden Gattungen überhaupt nicht getrennt. Viele Arten, die unter dem Namen *Mydaea* beschrieben wurden, gehören zu *Helina.* VAN EMDEN (1951) stellt die Gattung *Hebecnema,* die zu den Mydaeinae gehört, als Untergattung zu *Helina.* Auch Beziehungen zu den Limnophorini und Coenosiini sind vermutet worden. In der Tat sind nach äußeren Merkmalen manchmal Arten der Gattung *Helina* nur sehr schwer von *Hebecnema* (Mydaeinae) und von *Spilogona* (Limnophorini) zu unterscheiden. So meint VAN EMDEN (1951, p. 447), die äthiopische Gruppe *Spilo-*

gona semiargentata, semifasciata, pectinisetodes, quasifasciata, biguttata, gracilicornis, gilvicornis, subfasciata könne „almost as well" zu *Helina* gestellt werden. Aber HERTING hat richtig erkannt, daß der Bau des weiblichen Legrohres gegen eine nähere Verwandtschaft der Gattung *Helina* mit *Mydaea* und *Hebecnema* spricht. Das Legrohr ist lang und röhrenförmig; die paarigen Derivate des 6. und 7. Tergites sind zu schmalen, stabähnlichen Seitenplatten reduziert. Insofern stimmt das Legrohr mit dem vieler Limnophorini und mit dem der *Coenosia*-Gruppe unter den Coenosiini überein. Aber es unterscheidet sich von den ebenfalls langen, röhrenförmigen Legrohren dieser Gruppen dadurch, daß die Cerci nicht verkürzt sind, sondern die Postgenitalplatte mit ihren freien Enden überragen.

Daher kann *Helina* nicht zu den Mydaeinae gehören, sondern höchstens in einem Schwestergruppenverhältnis zu diesen stehen. Diese zuletzt genannte Möglichkeit wurde schon oben erörtert und als unwahrscheinlich bezeichnet. Wahrscheinlicher ist, daß *Helina* mit *Phaonia* am nächsten verwandt ist. Das Legrohr dieser beiden Gruppen stimmt in allen Einzelheiten überein. Die Annahme liegt nahe, daß die Übereinstimmung als Synapomorphie zu deuten ist. Ein symplesiomorphes Merkmal wäre im Legrohr nur die Länge der Cerci. Auch sonst sind die Gattungen *Helina* und *Phaonia* einander ähnlich. *Helina* unterscheidet sich von *Phaonia* vor allem dadurch, daß die Posterodorsalborste der Hinterschienen (der „Calcar") fehlt. Darin stimmt *Helina* zwar mit den Mydaeinae überein. Es ist aber leicht vorstellbar, daß diese Borste bei *Helina* und bei den Mydaeinae unabhängig verlorengegangen ist und daß die Ähnlichkeit zwischen den beiden Gruppen auf Konvergenz beruht. Man muß sogar an die Möglichkeit denken, daß der Verlust der Posterodorsalborste der Hinterschienen mehrmals unabhängig erfolgt ist, so daß einzelne Artengruppen von *Helina* mit verschiedenen Artengruppen der Gattung *Phaonia* näher verwandt wären. Das läßt sich bisher nicht beweisen, aber die Möglichkeit, daß *Helina* eine polyphyletische Gruppe ist, müßte sorgfältig geprüft werden. HERTING (1957, p. 436) gibt an, die Postgenitalplatte sei bei der Gattung *Helina* „in charakteristischer Weise verkürzt, meist breiter als lang und von fünfeckigem Umriß". Aber die geringe Zahl der untersuchten Arten rechtfertigt es kaum, dies als charakteristisches Merkmal der Gattung *Helina* anzusehen. Auch *Phaonia trimaculata* Bché. z. B. hat eine kurze Postgenitalplatte. Immerhin dürfte die Hauptmasse der *Helina*-Arten wohl eine monophyletische Gruppe bilden.

Die Frage, ob die von VAN EMDEN (1951, siehe oben) genannten äthiopischen „*Spilogona*"-Arten zu *Helina* oder zu den Limnophorinae gehören, müßte sich durch Untersuchung des Legrohres unschwer entscheiden lassen.

Helina ist wie *Phaonia* eine sehr artenreiche, in allen tiergeographischen Regionen verbreitete Gattung. Wie bei *Phaonia* sind die meisten Arten aus der holarktischen Region beschrieben. Wie bei *Phaonia* gibt es auch bei *Helina* neben mehreren holarktisch verbreiteten zahlreiche endemische Arten in der paläarktischen und in der nearktischen (SNYDER 1949) Region, und wie bei *Phaonia* steht auch bei *Helina* eine genaue Untersuchung der Beziehungen zwischen den paläarktischen und den nearktischen Arten noch aus.

Auch in der neotropischen Region ist die Gattung mit ziemlich zahlreichen Arten (siehe SNYDER 1941) bis nach Feuerland und auf die Falkland-Inseln verbreitet. Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Arten zu den Artengruppen der Nordkontinente sind bisher leider ganz unbekannt.

Wie von *Phaonia*, so sind auch von *Helina* mehrere Splittergattungen abgetrennt worden, deren etwaige Beziehungen zu bestimmten Artengruppen von *Helina* bis jetzt unbekannt sind. Im Gegensatz zu *Phaonia* sind diese Splittergattungen aber zum größten Teil nicht aus der neotropischen, sondern aus der äthiopischen und orientalisch-papuanischen Region beschrieben worden.

Peruvia[11] (einzige Art: *P. singularis* Stein aus Peru und Bolivien), von Séguy (1937) als Synonym zu *Mydaea* gestellt, gehört nach dem Legrohr (Abb. 31), dessen Untersuchung mir Herr Dr. Hertel, Dresden, ermöglichte, keinesfalls zu den Mydaeinae, sondern in die Nähe von *Helina*.

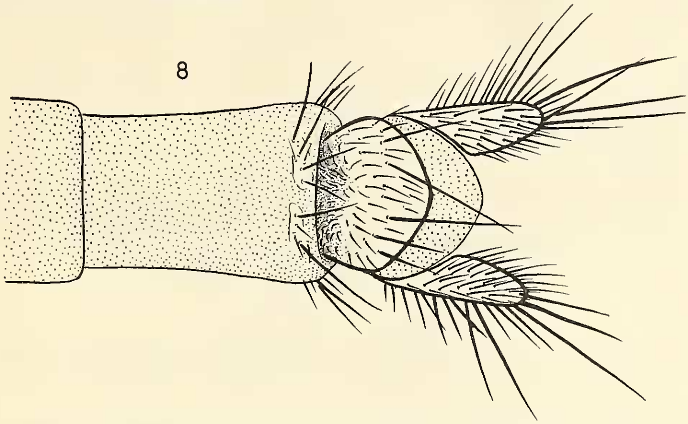


Abb. 31. Endsegmente (8. und folgende Segmente, Ventralansicht) des weiblichen Legrohres von *Peruvia singularis* Stein.

Euspilaria (Malloch 1921; 1 Art: *E. fuscorufa* Malloch aus Kenya; Typus im British Museum).

Idiopygus (Malloch 1921; *I. hirticeps* Macquart aus der äthiopischen Region im Museum Paris und im British Museum).

Anacanthiptera (Séguy 1937; *A. icterica* Séguy aus Kamerun; Typus im Museum Paris).

Pictia (Malloch 1926; *P. xanthoceros* Walker aus der orientalischen Region; 1 ♂ im British Museum).

Lepidotis (Séguy 1935: *L. insignis* Séguy aus Madagaskar; 3 ♀♀ im Museum Paris) und

Tritonidis (Séguy 1937: *Tr. nigrimana* Macq. aus Neuguinea, 1 ♂ Typus im Museum Paris) habe ich gesehen und bin, soweit das bei Beschränkung auf die Untersuchung äußerer Merkmale möglich ist, überzeugt, daß sie in die Verwandschaft von *Helina* gehören.

Dasselbe dürfte für die mir unbekannt gebliebenen Gattungen

Ariciella (Malloch 1918; *A. flavicornis* Mall. aus Nordamerika; vgl. Snyder 1940),

Mydhelina (van Emden 1951, als Untergattung von *Helina* beschrieben; äthiopisch),

Helinella (Malloch 1926; von van Emden 1951 als Untergattung zu *Helina* gestellt; äthiopisch-orientalisch?) und

Trupheopygus (Malloch 1921; *T. testaceus* Malloch aus Kenya)

gelten.

Die Gattungen *Anthocoena* (Zwischenform zwischen Coenosiinae und Anthomyiidae oder „only accidently intermediate"), *Antholimna* (Zwischenform zwischen *Limnophora* und den Anthomyiidae) und *Ecliponeura* (Zwischenform zwischen Anthomyiidae und „Phaoninae"), sämtlich äthiopisch, sind Beispiele vermeintlicher Zwischen- oder Übergangsformen, die Gruppen miteinander verbinden sollen, zwischen denen gar kein näheres Verwandtschaftsverhältnis besteht.

Vielleicht gehören alle diese von van Emden (1951) beschriebenen Gattungen in den (weiteren?) Verwandtenkreis von *Helina:*

[11] Der Name *Peruvia* Malloch 1929 ist präokkupiert durch *Peruvia* Scudder 1890 (Orthoptera).

Ecliponeura (*spinicosta* Emden) stimmt im Bau des Legrohres, das ich untersuchen konnte (Abb. 32), mit *Helina* überein. Auf jeden Fall beweist das Fehlen der Stigmen im 6. und 7. Segment, daß die Gattung nicht zu den Anthomyiidae, sondern in die Gruppe der Muscidae gehört.

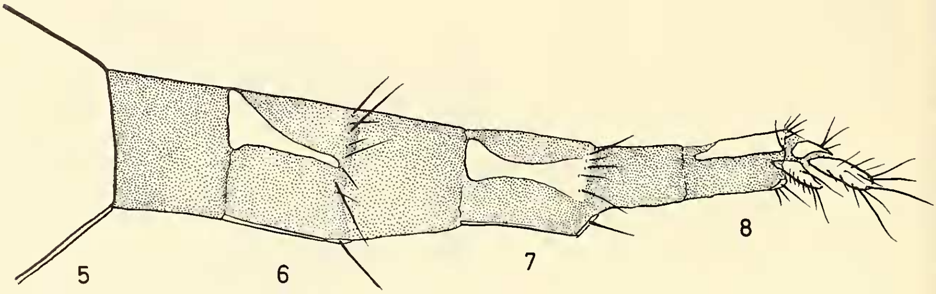


Abb. 32. Legrohr des Weibchens von *Ecliponeura spinicosta* van Emden.

Bei *Anthocoena* (*maculipennis* Emden; mit 1 ♂, 1 ♀ im British Museum) ist wie bei *Ecliponeura* etwa in der Mitte der Hinterschiene eine Posterodorsalborste vorhanden. Vielleicht deutet das auf nähere Verwandtschaftsbeziehungen hin. Aber die beiden Geschlechter stimmen in der Stirnbildung (breite Stirn, 2 ors) überein. Soweit erkennbar, scheinen Mesolobus und Surstyli des männlichen Hypopygiums stark verlängert zu sein. Das alles könnte, ebenso wie das Vorhandensein von 1+3 dc, das Fehlen der pra und die in einem annähernd gleichseitigen Dreieck angeordneten Sternopleuralborsten für Zugehörigkeit zu den Coenosiinae sprechen. Dagegen spricht das Vorhandensein von 2 (statt 1) ors, die auch nicht an die ors der *Lispocephala*-Gruppe erinnern. Leider ist weder vom Rüssel noch vom Legrohr etwas zu erkennen. Ohne reicheres Material, das wenigstens die Untersuchung des Legrohrs ermöglichen müßte, läßt sich über die Stellung der Gattung nichts Genaueres sagen.

Von *Antholimna* (*elgonica* Emd.) ist leider nur 1 ♀ bekannt. Soweit von der Cerci etwas zu erkennen ist, scheinen sie denjenigen von *Helina* ähnlich zu sein. Wie bei *Anthocoena* sind die Sternopleuralborsten in einem fast gleichseitigen Dreieck angeordnet, aber die Posterodorsalborste der Hinterschienen fehlt.

Phaonantho (Albuquerque 1957; mit der einzigen, neotropischen Art *Ph. devia* Alb.). Die Gattung wird von ihrem Autor zwar zu den „Anthomyiinae" gestellt, gilt diesem auch als eine der vielen Formen, die Anthomyiinae und Phaoniinae verbinden. Solche Formen gibt es, wie hier oft betont wurde, nicht. Da die Gattung nach Albuquerque auch der Gattung *Antholimna* nahestehen soll, muß sie hier erwähnt werden, aber ihre Verwandtschaftsbeziehungen sind vollkommen ungeklärt.

In Neuseeland scheint *Helina* durch die Gattung *Idiohelina* (3 Arten: Malloch 1929, 1930) und *Limnohelina* (10 Arten: Malloch 1930) vertreten zu sein. Leider ist das Legrohr bisher von keiner der beiden Gattungen bekannt. Bei beiden (untersucht wurden *Idiohelina nelsoni* Malloch und *Limnohelina spinipes* Walker im British Museum) haben die Männchen eine breite Stirn (mit jeweils 2 ors!). Die Gattung *Limnohelina* wurde von Malloch als „an offshoot from *Spilogona*" (Limnophorinae) bezeichnet. Bei *Limnohelina spinipes* Walk. ist aber vor der sa eine Borste vorhanden, die deutlich etwas länger und kräftiger ist als die Grundbehaarung und die wohl als pra angesehen werden kann. Das spricht gegen ihre Zugehörigkeit zu den Limnophorinae. Ich vermute, daß *Limnohelina* und *Idiohelina* nahe miteinander verwandt sind. Die endgültige Entscheidung muß aber die genauere Untersuchung des Legrohres bringen.

Es wäre sehr wichtig zu wissen, ob die neuseeländische Gruppe (*Idiohelina*+*Limnohelina*?) mit einer aus Südaustralien[12] und Tasmanien beschriebenen Gruppe von *Helina*-Arten am nächsten verwandt ist und ob dieser ganze Komplex oder vielleicht auch die neuseeländische Gruppe allein etwa allen übrigen Arten der Gattung *Helina* (im weitesten Sinne) als Schwestergruppe gegenüberzustellen ist. Das könnte dann dafür sprechen, daß dieser ganze Verwandtschaftskomplex schon seit der oberen Kreide existiert. Es ist nicht ganz uninteressant, daß im Verbreitungsbilde der Gattungen *Phaonia* und *Helina* ein ähnlicher Gegensatz zu bestehen scheint, wie er zwischen den Limnophorinae und den Coenosiinae vorhanden ist:

8

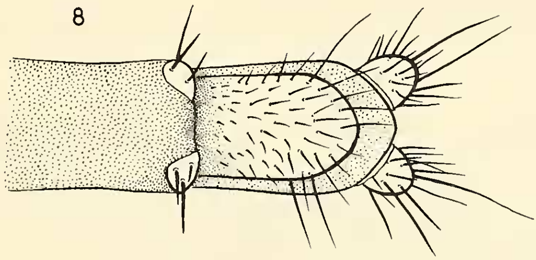


Abb. 33. Endsegmente (8. und folgende Segmente, Ventralansicht) des weiblichen Legrohres von *Gymnodia tonitrui canache* Walker.

Die *Helina*-Gruppe scheint (wie die Limnophorinae) in Neuseeland vertreten zu sein, wo nähere Verwandte von *Phaonia* fehlen, die dagegen (wie die Coenosiinae) in Südamerika formenreicher vertreten sind. Die Tatsache, daß die neuseeländische Gruppe in der dichoptischen Stirnbildung der Männchen ein ausgesprochen abgeleitetes Merkmal besitzt (das übrigens auch bei den neuseeländischen Limnophorinae häufig ist), braucht nicht gegen die angedeutete Schwestergruppen-Hypothese zu sprechen.

Das gleiche Merkmal tritt, wie bei so vielen anderen Muscidae, auch bei den *Helina*-Arten der Nordkontinente auf. Wie in den anderen Fällen, so sind auch hier die betreffenden Arten als besondere Gattung (*Enoplopteryx, Ammitzböllia;* ähnlich zu bewerten auch *Anthocoena* in der aethiopischen Region?) von *Helina* abgetrennt worden. Obwohl die genaueren Verwandtschaftsbeziehungen dieser Arten bisher nicht bekannt sind, darf man annehmen, daß sie kein größeres Recht haben, als besondere Gattungen zu gelten, als andere, weniger auffällig ausgezeichnete Artengruppen der Gattung *Helina*. Ebensowenig darf man aus der, wahrscheinlich auf Konvergenz beruhenden, Übereinstimmung Verwandtschaftsbeziehungen zu der neuseeländischen Gruppe (*Idiohelina, Limnohelina*) konstruieren wollen.

Die Gattung *Gymnodia* (syn. *Anaclysta*) gehört möglicherweise ebenfalls in die Verwandtschaft von *Helina*. Allerdings wird es nötig sein, diese Hypothese noch sorgfältig zu prüfen. Nach der Ausbildung des Thorakalschüppchens unterscheidet van Emden zwei verschiedene Gattungen, von denen die eine (*Gymnodia*, mit schmalem Schüppchen) zu den Limnophorinae, die andere (*Anaclysta*, mit breiten Schüppchen) zu den Muscini gehören soll. Das ist zweifellos nicht richtig, wie ich schon in meiner Bearbeitung der paläarktischen Muscidae (1955—1964) begründet habe. Auch das Legrohr hat bei den beiden vermeintlich verschiedenen Gattungen den gleichen Bau.

Während ich die Gattung aber früher zu den Limnophorinae (bzw. -ini) stellte, bin ich heute überzeugt, daß sie mit diesen nicht näher verwandt sein kann. Im Legrohr (Abb. 33) sind die Cerci am Ende frei und rundherum beborstet. Das ist schon im Grundplan der Gruppe D. 2, zu der die Limnophorinae als Teilgruppe gehören, nicht

[12] Die Gattung *Neohelina* (mit 2 Arten in Südaustralien) ist mir unbekannt. Sie befindet sich nicht im British Museum.

mehr der Fall. Auch das Vorhandensein einer pra (z. B. bei *Gymnodia impedita*) spricht gegen die Zugehörigkeit zu den Limnophorinae. Damit ist freilich noch nicht bewiesen, daß *Gymnodia* in die (weitere) Verwandtschaft von *Helina* gehört. Fast jede andere Annahme läßt sich aber durch gute Gründe ausschließen. Thomson (1947) hat die Entwicklung zweier Arten beschrieben, von denen die eine (*flexa* Wied.) zu „*Anaclysta*", die andere (*distincta* Stein) zu „*Gymnodia*" im Sinne von van Emden gehört. Bei beiden hat das Ei seitliche Flügelleisten („*Phaonia*-Typ") und bei beiden schlüpft die Larve im II. Stadium (wie bei den meisten oder allen Mydaeinae). Leider ist über die Larvenentwicklung von *Helina* gar nichts bekannt, aber bei *Phaonia* gibt es Arten, die ebenfalls im II. oder III. Stadium schlüpfen.

Die etwa 38 bekannten Arten der Gattung sind über alle tiergeographischen Regionen (mit Ausnahme von Neuseeland) verbreitet.

b) *Dichaetomyia*-Gruppe

Über die Stellung der *Dichaetomyia*-Gruppe habe ich mich schon oben geäußert (S. 38). Sie unterscheidet sich von allen anderen „Phaoniinae" (und auch von den Mydaeinae, Coenosiinae und von den Limnophorinae mit Ausnahme der *Lispe*-Gruppe) durch die behaarte Pteropleura. Mehrere mehr oder weniger deutliche Härchen auf der Pteropleura kommen zwar auch bei einigen Arten der Gattung *Helina* vor, die mit der *Dichaetomyia*-Gruppe im Fehlen der Posterodorsalborste auf den Hinterschienen übereinstimmt. Soweit bekannt, besitzt die Gattung *Helina* aber ein verlängertes Legrohr mit stark reduzierten Tergiten, während die Gattungen der *Dichaetomyia*-Gruppe, soweit sie bisher daraufhin untersucht sind, ein ursprünglich gebautes Legrohr (Abb. 34, 35) mit wohlausgebildeten, wenn auch in der dorsalen Mittellinie geteilten Tergitplatten und breite Sternite besitzen. Nähere Verwandtschaft zwischen einzelnen *Helina*-Arten und der *Dichaetomyia*-Gruppe ist daher sicher nicht anzunehmen. Ein ursprüngliches Merkmal ist mindestens im Grundplan der *Dichaetomyia*-Gruppe auch das Vorhandensein seitlicher Flügelleisten am Ei („*Phaonia*-Typus"). Dieses Merkmal geben Cuthbertson (1939; zitiert nach van Emden 1951, p. 332) für eine Art der Gattung *Dichaetomyia* und Paterson (1959) für *Alluaudinella bivittata* Macquart an. Nach einer Abbildung von Bohart & Gressitt (1951) zu urteilen, scheinen die Flügelleisten aber bei dem Ei von *Dichaetomyia saperoi* Boh. & Gress. zu fehlen.

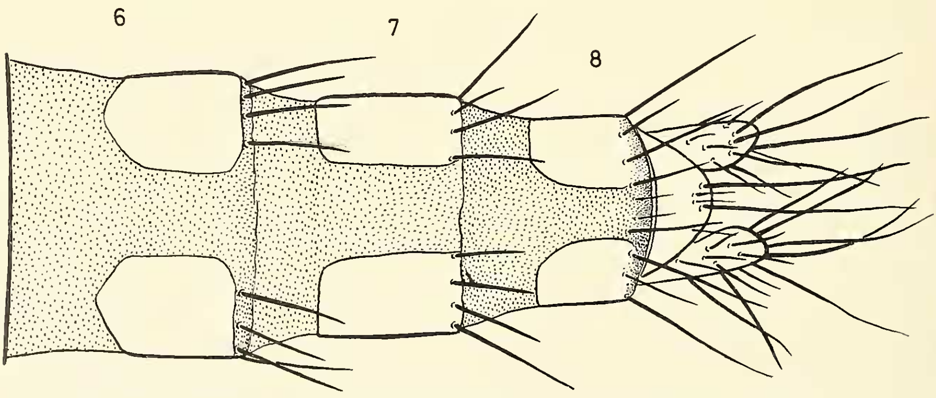


Abb. 34. Legrohr (Dorsalansicht) des Weibchens von *Dichaetomyia* spec. (Tokio).

Für die meisten Arten ist eine Gruppe steifer Börstchen am Rande des Metathorakalstigmas charakteristisch. Da diese Börstchen aber nicht bei allen Gattungen, die anscheinend mit *Dichaetomyia* nahe verwandt sind, vorkommen, gehören sie wahrscheinlich noch nicht zum Grundplan der *Dichaetomyia*-Gruppe.

Die Frage, ob die *Dichaetomyia*-Gruppe, für deren Monophylie auch das sehr geschlossene, vorwiegend paläotropische Verbreitungsgebiet spricht, zu den Phaoniinae gehört oder ob sie mit der Unterfamilien-Gruppe Mydaeinae-Limnophorinae-Coenosiinae näher verwandt ist, kann zur Zeit noch nicht entschieden werden.

Die Hauptmasse der Arten gehört in die Gattung *Dichaetomyia* (incl. *Neaveia* Malloch und *Lophomala, Panaga, Macroxanthomyia*), die mit einer größeren Anzahl von Arten in der aethiopischen (siehe VAN EMDEN 1942) und orientalischen Region (mit mehreren endemischen Arten in Ostaustralien und auf den Fiji-Inseln) verbreitet ist. Eine Revision der orientalisch-papuanischen Arten fehlt zur Zeit noch.

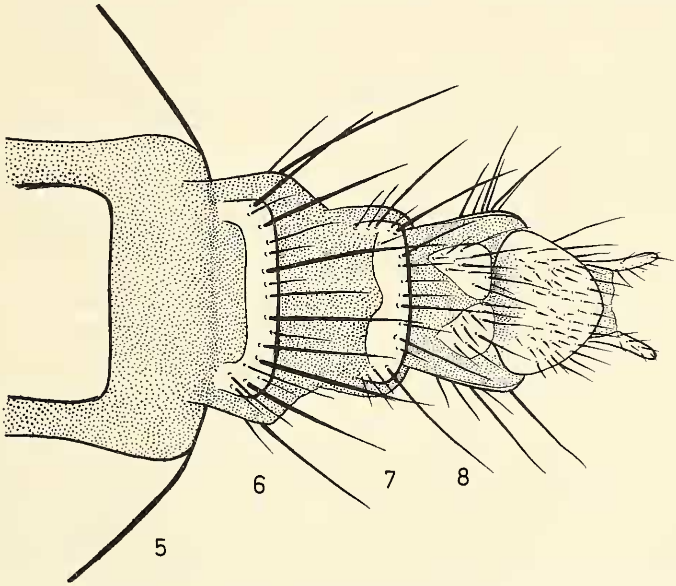


Abb. 35. Legrohr (Ventralansicht) des Weibchens von *Alluaudinella lativentris* Stein.

Interessant ist, daß eine anscheinend seltene Art ziemlich weit außerhalb des sonstigen Verbreitungsgebietes der Gattung in Mittel- und Westeuropa vorzukommen scheint. Eine 2. (wahrscheinlich noch unbeschriebene) Art kommt in Transkaspien vor.

Bei der europäischen Art (*doubleti* Pand.) könnte eine Untersuchung des Legrohres zeigen, ob sie wirklich zu *Dichaetomyia* oder, wie früher angenommen wurde, in die Gattung *Helina* gehört und die Übereinstimmungen mit *Dichaetomyia* auf Konvergenz beruhen.

Andererseits gehört die von VAN EMDEN (1942, p. 733) in die *Dichaetomyia*-Gruppe gestellte aethiopische Gattung *Pyrellina* sicher nicht hierher, sondern zu den Muscinae (siehe dort). Nahe verwandt mit *Dichaetomyia* sind aber wahrscheinlich *Rhynchomydaea* (1 orientalische Art, 1 Art in Ost-, 1 Art in Westaustralien) und *Hardyia*[13] (1 Art in Südaustralien, nahe *Rhynchomydaea*). Bei beiden Gattungen ist die Pteropleura behaart, aber am Metathorakalstigma sind keine Dörnchen; mit den Gattungen *Hardyia* und *Rhynchomydaea* stimmt der Typus von *Auria elegans* Malloch (im Brit. Museum) darin überein, daß die Pteropleura behaart ist, das Metathorakalstigma aber keine Dörnchen besitzt.

Eine engere Verwandtschaftsgruppe bilden ohne Zweifel die aethiopischen Gattungen *Alluaudinella* (= *Platymydaea*), *Aethiopomyia* und *Ochromusca* (= *Athiplano-*

[13] *Hardyia* Malloch 1926 ist präokkupiert durch *Hardyia* Walcott 1924 — Trilobita.

myia), „wich seem to be dependant on the moribund or dead bodies of snails of the genus *Achatina* (and perhaps of other genera) as a nutrient medium for their larvae" (Paterson 1959). Van Emden (1939, p. 52) hat diese Gattungen wegen des verbreiterten Thorakalschüppchens zu den Muscinae gestellt. Aber ihnen fehlen die proklinate ors und die Posterodorsalborste der Hinterschiene. Daher gehören sie sehr wahrscheinlich in die *Dichaetomyia-Gruppe,* mit der sie auch in der gelben Körperfärbung übereinstimmen. Auch der männliche Kopulationsapparat (abgebildet bei Paterson 1959 von *Alluaudinella bivittata* Macq.) scheint in der Form des Aedeagus und der Postgonite eher mit der *Dichaetomyia*-Gruppe als mit den Muscinae übereinzustimmen. Dasselbe gilt für das weibliche Legrohr, das bei *Alluaudinella bivittata* Macq. (Abb. 35) in der Länge der Cerci und in der Ausbildung der Derivate des 8. Sternites möglicherweise noch etwas ursprünglicher ist als das Legrohr der Gattung *Dichaetomyia.* Die spezialisierte Lebensweise (Bindung an Schnecken) spricht dafür, daß die 3 Gattungen *Aethiopomyia, Alluaudinella* und *Ochromusca* innerhalb der *Dichaetomyia*-Gruppe eine engere monophyletische Gruppe bilden.

D. 2 (Unterfamilien Mydaeinae — Limnophorinae — Coenosiinae)

Das ist eine der am besten begründeten monophyletischen Teilgruppen der Muscidae. Als abgeleitete Grundplanmerkmale können angegeben werden:

1. Vergrößerung der Postgenitalplatte; Verkürzung der Cerci;
2. Verlust der Posterodorsalborste der Hinterschienen.

Das an 2. Stelle angegebene Merkmal kommt unter anderem auch bei einigen Phaoniinae vor. Falls sich zeigen sollte, daß die *Dichaetomyia*-Gruppe (siehe oben, S. 46) mit den Unterfamilien der Gruppe D. 2 näher verwandt ist als mit den Phaoniinae, dann müßte dieses Merkmal dem Grundplan einer umfassenderen Gruppe (zu der D. 2 nur wieder als Untergruppe gehören würde) zugeschrieben werden.

Das zuerst genannte Merkmal (1) ist aber für die vorliegende Gruppe in besonderem Maße charakteristisch. Es kommt in vergleichbarer Form nur noch bei einigen Cyrtoneurininae vor (siehe S. 69), ist bei dieser Gruppe aber zweifellos selbständig entstanden. Wahrscheinlich hängt es mit einem besonderen Modus der Eiablage zusammen.

Die ursprünglichste Ausbildungsform des Legrohres besitzen in dieser Gruppe, soweit bisher untersucht, die Gattungen *Graphomya* und *Mydaea* (Textfig. 31, 32, 48). Sie entsprechen dem „*Mydaea*-Typ" im Sinne von Herting (1957, p. 437), der diesen als „ein ziemlich kurzes, für mechanische Leistungen adaptiertes Postabdomen" kennzeichnet.

Ursprüngliche Merkmale dieses Legrohrtyps sind die breiten, auf der Dorsalseite nicht unterbrochenen Tergite 6 und 7 sowie die in voller Länge entwickelten Teilstücke des 8. Sternites, die im proximalen wie im distalen Abschnitt mit kräftigen Dornen bewehrt sind.

„Die Postgenitalplatte ist vorgewölbt und dicht behaart. Das 8. Segment und die vorangehende Membran sind auf der Ventralseite erweitert, dorsal dagegen verkürzt, so daß das Postabdomen im ausgestreckten Zustand an dieser Stelle aufwärts geknickt ist. Dadurch ist erreicht, daß bei abwärts gesenkter Spitze des Präabdomens dennoch die Ventralseite des 8. Segmentes dem Substrat flach aufliegt. Die Einwirkung auf das Substrat erfolgt, wie die Richtung der Dornen am 8. Sternit anzeigt, durch Druck nach rückwärts. Die zarte Intersegmentalmembran vor dem 8. Segment ist ventral durch einen dichten Belag von Dörnchenschuppen gegen Reibung geschützt." (Herting 1957.)

Die Vergrößerung der Postgenitalplatte, die wahrscheinlich dazu dient, Partikel des Substrates anzuheben, damit das Ei daruntergeschoben werden kann, hat offenbar auch eine Verkürzung der Cerci bewirkt. Während im Grundplan der Muscidae und bei allen anderen Teilgruppen dieser Familie (mit Ausnahme einiger Cyrtoneurininae) die Postgenitalplatte von den Cerci überragt wird und diese wenigstens in ihren Endabschnitten zylindrische, rundherum sklerotisierte und beborstete Gebilde sind, über-

ragen die Cerci bei den Unterfamilien der Gruppe D. 2 die Postgenitalplatte im allgemeinen nicht. Auf jeden Fall aber sind sie am Ende nicht frei, sondern stets nur als seitliche Begrenzungsplatten des Analkegels entwickelt.

Der vielleicht überzeugendste Beweis für die Monophylie der Gruppe D. 2 liegt darin, daß es auch hier (bei vielen Limnophorinae und Coenosiinae) lange, röhrenförmige Ovipositoren gibt, bei denen die Tergite 6 und 7 zu ziemlich schmalen Seitenstäben reduziert sind und die Herting daher nicht zum „*Mydaea*"-, sondern zum „*Phaonia*"-Typ rechnet. Auch bei diesen Formen haben die Cerci die beschriebene Ausbildung. Oberflächlich gesehen ragen sie zwar manchmal über die Postgenitalplatte hinaus, aber auch dann sind sie am Ende keine freien, zylindrischen Gebilde, sondern einfache seitliche Stützplatten des Analkegels.

Es liegt nahe, anzunehmen, daß die Formen mit langen, röhrenförmigen Ovipositoren den Modus der Eiablage aufgegeben haben, der zum Grundplan der Gruppe D. 2 gehört und der als Anpassungserscheinungen die oben geschilderte Vergrößerung der Postgenitalplatte und im Gefolge davon die Verkürzung der Cerci bewirkt hatte. Wenn trotzdem die Verkürzung der Cerci nicht rückgängig gemacht wurde und diese nicht wieder zu freien, zylindrischen Gebilden geworden sind, so kann man das wohl als Auswirkung des Meyrick-Dolloschen Irreversibilitätsgesetzes ansehen.

Es ist übrigens bemerkenswert, daß von keiner Art der Gruppe D. 2 ein freies I. Larvenstadium bekannt ist. Einige Arten schlüpfen im II., andere im III. Stadium aus dem Ei. Bisher ist aber die Lebensweise von zu wenigen Arten bekannt, als daß man behaupten könnte, das sei eine charakteristische Eigenart der gesamten Gruppe D. 2. Es wäre aber wichtig, auf diese Möglichkeit besonders zu achten.

Untergliederung

Zu der Gruppe D. 2 gehören als umfangreichste und am weitesten verbreitete Teilgruppen die Limnophorinae und die Coenosiinae. Für beide Gruppen ist mit großer Wahrscheinlichkeit Monophylie anzunehmen. Ebenso wahrscheinlich ist es, daß beide zusammen eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden. Dann bleibt aber eine Reihe von Gattungen übrig, deren phylogenetische Beziehungen zueinander und zu den Limnophorinae — Coenosiinae nicht mit Sicherheit angegeben werden können. Ich fasse sie im folgenden in der Unterfamilie Mydaeinae zusammen. Es ist aber nicht völlig ausgeschlossen, daß es sich dabei um eine paraphyletische Gruppe handelt.

E. 1 (Unterfamilie Mydaeinae)

In dieser Gruppe sind (zunächst mehr oder weniger provisorisch) mehrere Gattungen zusammengefaßt, die wenigstens insofern ursprünglicher sind als die Limnophorinae — Coenosiinae, als sie noch eine wohlausgebildete Praealarborste (pra) besitzen. Sichere synapomorphe Merkmale lassen sich nicht angeben. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß es sich um eine paraphyletische Gruppe handelt. Die meisten Gattungen haben Börstchen an der Gabelung des Radius sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite des Flügels. Da solche Börstchen bei den Coenosiinae gar nicht und innerhalb der Limnophorinae nur bei einer verhältnismäßig untergeordneten, abgeleiteten Teilgruppe auftreten, handelt es sich vielleicht doch um ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der vorliegenden Gruppe. Bei *Hebecnema* und *Dimorphia*, die auch im Besitze von 3 Spermatheken verhältnismäßig ursprünglich sind, sind an der angegebenen Stelle aber nur auf der Unterseite des Flügels Börstchen vorhanden.

Möglicherweise lassen sich auch im Bau des Legrohres abgeleitete Grundplanmerkmale finden. Bei allen untersuchten Gattungen entspricht das Legrohr dem von Herting (1957) beschriebenen *Mydaea*-Typus. Aber ein Teil der von Herting diesem Typus zugeschriebenen Merkmale ist für die gesamte Gruppe D. 2, also auch für die Limnophorinae und Coenosiinae charakteristisch.

Einige Gattungen, die zu den Mydaeinae zu gehören scheinen oder bei denen es fraglich ist, ob sie hierher gehören oder nicht, sind bisher nur durch die Beschreibung der Typen bekannt. Bei anderen ist es nicht sicher, ob alle zu ihnen gestellten Arten wirklich näher miteinander verwandt sind. Daher muß die genauere Umgrenzung der vorliegenden Gruppe, die wenigstens mit der Hauptmenge der nachstehend erwähnten Gattungen eine monophyletische Gruppe zu sein scheint, Spezialuntersuchungen der Zukunft überlassen bleiben.

Die Gattung *Helina* mit ihren Verwandten gehört, entgegen meiner früheren Ansicht (1955—1964), nicht in diese Gruppe. Siehe darüber S. 42.

Hebecnema ist sicherlich mit *Mydaea* nahe verwandt. Mit *Helina*, zu der VAN EMDEN sie als Untergattung stellt, hat *Hebecnema*, wie das weibliche Legrohr zeigt, bestimmt nichts zu tun. Im Vorhandensein von 3 Spermatheken und vielleicht auch im Fehlen der Börstchen an der Radius-Gabel auf der Oberseite des Flügels ist sie aber ursprünglicher als andere Gattungen der vorliegenden Gruppe.

Die 4 aus der Paläarktis beschriebenen Arten bilden zweifellos den Kern einer monophyletischen Gruppe, wie die charakteristische Form der Cerci zeigt, die breiter sind als lang (Textfig. 38, 39). Zwei von diesen Arten kommen auch in der Nearktis vor. Auch 2 weitere in Nearktis endemische Arten gehören sicherlich in diese Gruppe, wie die Abbildung des Legrohres von *fulva* Bigot bei MALLOCH (1918) beweist. Diese Art ist Species typica von *Xenaricia* Malloch (1918). MALLOCH (1920) hat diesen Namen daher später mit Recht als Synonym von *Hebecnema* bezeichnet. Zu *Hebecnema* gehören sicher auch die von mir aus der Orientalis unter diesem Gattungsnamen beschriebenen Arten (3 Arten: HENNIG 1952) und die aethiopische *H. semiflava* Stein. Für die beiden anderen aus der aethiopischen Region beschriebenen (VAN EMDEN 1951) und für einige weitere orientalische Arten scheint die Gattungszugehörigkeit dagegen noch nicht gesichert zu sein. VAN EMDEN (1951, p. 379) gibt an: „Actually the transition from *Spilogona* to *Hebecnema* is extremely gradual." Das erklärt sich daraus, daß beide Gattungen sehr ursprüngliche Vertreter zweier nahe miteinander verwandter Gruppen sind. Ihre Ähnlichkeit beruht auf Symplesiomorphie. Am Legrohr müßte sich bei jeder Art ohne weiteres erkennen lassen, in welche der beiden Gattungen sie gehört. Möglicherweise hat VAN EMDEN diese auf Grund der äußerlich sichtbaren Merkmale nicht in allen Fällen richtig getrennt. Die von BIGOT unter dem Namen *infuscata* aus Neukaledonien beschriebenen Exemplare scheinen eingeschleppte Individuen der in der Paläarktis weit verbreiteten *H. fumosa* Meig. gewesen zu sein. In Neotropis kommt die Gattung anscheinend nicht vor.

Graphomya

Die Gattung wurde bis in die jüngste Zeit allgemein zu den Muscini gestellt. ZIMIN (1951) behandelt sie bei den „Stomoxydini". COLLIN (1948), der die Geschichte der systematischen Beurteilung der Gattung schrieb, kam zu dem Schluß, daß *Graphomya* ein altes Genus sei, das wahrscheinlich als Vertreter einer besonderen Subfamilie angesehen werden müsse. Aber *Graphomya* besitzt die abgeleiteten Merkmale der Gruppe D. 2, insbesondere deren charakteristisches Legrohr (Textfig. 48). Mit den meisten Gattungen der Mydaeinae stimmt sie im Vorhandensein von Börstchen an der Radialis-Gabel auch auf der Oberseite des Flügels überein. Bei *Gr. maculata* habe ich wie bei den (allerdings wenigen) untersuchten Arten der Gattung *Mydaea* auch nur 2 Spermatheken finden können.

HERTING (1957) meint, daß die Gattung zur Verwandtschaft von *Limnophora* gehöre, und auch VAN EMDEN (1956) dachte an eine Verwandtschaft mit den Limnophorinae. Aber eine synapomorphe Übereinstimmung zwischen *Graphomya* und den Limnophorinae läßt sich am Legrohr bis jetzt nicht erkennen. An einige Limnophorinae erinnert die Larve mit ihren abdominalen Stummelfüßen und ihrem stark zugespitzten Hinterende. Das weist auf ein Leben in nasser Umgebung hin. Leider sind die Larven der Limnophorinae schlecht bekannt. Ein Vergleich ist daher zunächst nur mit den

Larven der *Calliophrys*-Gruppe möglich. Auf diese Gruppe bezieht sich wohl auch Hintons Angabe (Diskussionsbemerkung zu van Emden 1956, p. 45), daß bei den Larven des „Genus *Limnophora*" die Retraktormuskeln des hinteren Paares der Stummelfüße ihre „most distal insertions" hinter dem apikalen Drittel des Stummelfußes haben, während bei allen anderen von ihm untersuchten Dipterenlarven die Insertionen der Retraktormuskeln apikal sind. Hinton hat aber recht mit der Bemerkung, daß eine Übereinstimmung in diesem Punkte für die Verwandtschaft mit den Limnophorinae sprechen könnte. Bis jetzt ist *Graphomya* aber daraufhin noch nicht untersucht worden. Vorläufig scheint der (sicher plesiomorphe) Besitz einer pra (die bei allen Limnophorinae und Coenosiinae fehlt) gegen eine nahe Verwandtschaft mit den Limnophorinae zu sprechen.

Sicherlich ist *Graphomya*, für sich genommen, eine monophyletische Gruppe. Dafür spricht u. a. das wie bei den Muscini stark verbreiterte Thorakalschüppchen. Vielleicht hängt dies und die starke Beborstung der Hypopleura unter dem Metathorakalstigma ebenso wie die Fiederung der Fühlerborste mit der Lebensweise zusammen.

Graphomya teilt das Merkmal des breiten Thorakalschüppchens mit der orientalischen Gattung *Xenosia*. Wie diese Gattung und wie *Mydaea, Myospila, Subphaonia, Xenomydaea* u. a. hat auch *Graphomya* Börstchen auf der Ober- und Unterseite der Gabel des Radialsektors. Vielleicht spricht das für die nahe Verwandtschaft dieser Gattungen? Das Merkmal kommt zwar auch bei der *Limnophora*-Gruppe vor, der die Larven von *Graphomya* ähneln. Aber dieser Gruppe fehlt, wie allen Limnophorinae, die pra.

Leider fehlt eine neuere Monographie der Gattung *Graphomya*. Die meisten Arten sind in den tropischen Regionen verbreitet: etwa 10 Arten in der aethiopischen Region (Tabelle bei van Emden 1939), etwa 10 Arten im orientalisch-papuanischen Gebiet (Tabellen bei Stein 1919, Malloch 1926 und Mackerras 1932) und etwa 5 Arten aus Mittel- und Südamerika (teilweise bei Malloch 1934). Die einzige holarktische Art *(Gr. maculata)* kommt auch (teilweise in Subspecies) in allen anderen Teilen des Gesamtverbreitungsgebietes der Gattung vor. Besonders wichtig wäre es, zu wissen, ob die neotropischen Arten (wie anzunehmen) eine monophyletische Gruppe bilden und wie deren Verwandtschaftsbeziehungen zu den paläotropischen Arten und zu der holarktischen (bzw. kosmopolitischen) *Gr. maculata* sind. Anscheinend spricht bisher nichts dafür, daß *Graphomya* in Südamerika zu der alttertiären Einwanderungsschicht gehört.

Ungeklärt ist die Stellung von *Graphomuscina* Townsend (*africana* Tnsd.), die Séguy (1937), vielleicht zu Unrecht, als Synonym zu *Graphomya* stellt. Da *Graphomuscina* nach van Emden (1939) eine behaarte Pteropleura besitzt, kann sie wohl sicher nicht hierher gehören.

Myospila

Revision der Gattung bei Snyder (1940). Außer der holarktischen und bis nach Südamerika vordringenden *M. meditabunda* führt Snyder noch endemische Arten aus Südamerika (4), aus der äthiopischen Region (4; dazu 2 weitere: van Emden 1951) und aus dem papuanischen Australien (2) an. Es ist nicht sicher, ob alle diese Arten wirklich näher miteinander verwandt sind, ob also *Myospila* in ihrer heutigen Umgrenzung wirklich eine monophyletische Gruppe ist. Damit, daß van Emden (1951) *Myospila* als Untergattung zu *Mydaea* stellt, ist nicht viel gewonnen, da sich dadurch an der Beurteilung der Gruppe nichts ändert. Es ist aber wohl ziemlich sicher, daß die 4 neotropischen Arten eine engere monophyletische Gruppe bilden, die mit *M. meditabunda* näher verwandt ist als mit den *Mydaea*-Arten. Insofern kann man sicher sein, daß sie eine eigene, von der Gattung *Mydaea* unabhängige Herkunft aus dem Norden haben. Der alttertiären Einwanderungsschicht gehören sie sicherlich nicht an.

Xenomydaea ist eine artenarme, wahrscheinlich monophyletische (schnauzenartig vorgezogener Mundrand) Artengruppe, von der 4 endemische Arten aus Nordamerika, eine 5. aus Alaska, den Alpen und aus dem Hissargebirge bekannt sind. *Mydaea armata*

Malloch (nearktisch) ist nach SNYDER (1949) eine Art, die sie vielleicht mit *Mydaea* „verbindet". *Xenomydaea* entspricht also vielleicht nur einer Teilgruppe von *Mydaea.*

Subphaonia Ringd. ist bisher nur durch ein einziges Männchen aus Skandinavien bekannt. Sie teilt mit *Mydaea* die Börstchen auf der Radialis-Gabel, unterscheidet sich aber durch den vorstehenden Mundrand und den langen Rüssel. Sollten Beziehungen zu *Xenomydaea* bestehen? Auf jeden Fall ist sie wohl ähnlich zu beurteilen wie diese.

Mydaea

Unter diesem Gattungsnamen wurden früher zahlreiche Arten beschrieben, die in Wirklichkeit zu *Helina* oder *Dichaetomyia,* also nicht einmal zu den Mydaeinae im Sinne der vorliegenden Arbeit, gehören. Viele Arten, namentlich aus den tropischen Regionen, die heute noch als ungedeutete Arten unter „*Mydaea*" geführt werden, dürften zu einer der beiden Gattungen gehören. Mit dem Gattungstypus nahe verwandt sind nur mehrere Arten aus der holarktischen, neotropischen und äthiopischen Region. Aber auch von diesen ist nicht mit Sicherheit bekannt, ob nicht einige von ihnen mit den „Gattungen" *Subphaonia, Xenomydaea, Myospila* näher verwandt sind als mit anderen Arten von „*Mydaea*". Da von den heute noch zu *Mydaea* gestellten Arten keine synapomorphen Merkmale bekannt sind, liegt der Verdacht nahe, daß *Mydaea* eine paraphyletische Gruppe ist. Von den 34 in der holarktischen Region vorkommenden Arten sind 6 holarktisch verbreitet, 14 in der Paläarktis und 14 in der Nearktis endemisch. Vikarianz zwischen einzelnen nearktischen und einzelnen paläarktischen Arten scheint selten zu sein (*occimons* Snyder — *sootryeni* Ringdahl). In einigen Fällen scheint es in der Nearktis kleinere Artengruppen zu geben (*flavicornis* Coq. — *impedita* Stein; *winnemana* Mall. — *neobscura* Snyder). Ebenso wohl in der Paläarktis (unbekannt). Vor allem aber scheinen gewisse endemisch-nearktische Arten (vielleicht auch endemisch-paläarktische Arten, aber das ist unbekannt) weiter verbreiteten, holarktischen nahezustehen (*discimanoides* Malloch, nearkt. — *discimana* Malloch, holarkt.; *obscurella* Malloch, nearkt. — *nubila* Stein, holarkt.; *neglecta* Malloch, nearkt. — *electa* Zetterstedt, holarkt.; *oscidentalis* Malloch, nearkt. — *scutellaris* R. D. Holarktis). Es taucht also hier wie bei *Fannia* die Frage auf, ob zwei verschiedene Einwanderungswellen anzunehmen sind oder ob es sich bei den endemisch-nearktischen Arten nicht um abgesprengte Teilpopulationen der jeweils holarktischen Art handeln könnte.

Ob die sechs äthiopischen Arten eine monophyletische Gruppe bilden und welche Verwandtschaftsbeziehungen diese zu den holarktischen Arten hat, ist unbekannt. Dasselbe gilt für die 7 neotropischen Arten (SNYDER 1949).

Die neotropische Gattung *Peruvia*, von SÉGUY (1937) als Synonym zu *Mydaea* gestellt, gehört überhaupt nicht zu den Mydaeinae, sondern in die Nähe von *Helina* (siehe S. 43).

Die ebenfalls neotropischen Gattungen *Cariocamyia* (SNYDER 1951: 1 Art aus Rio de Janeiro) und *Souzalopesmyia* (ALBUQUERQUE 1951: 2 neotropische Arten) sind mir unbekannt. Möglicherweise gehören sie zu den Cyrtoneurininae.

Aus der äthiopischen Region sind nur verhältnismäßig wenige endemische Arten beschrieben worden, die zu den Gattungen *Oramydaea* und *Dimorphia* gehören.

Von *Oramydaea* (SNYDER 1949) vermutete VAN EMDEN (1951, p. 376) Zugehörigkeit zu den Limnophorinae. PERIS (1965) hat aber nachgewiesen, daß die Gattung (1 bekannte Art) zu den Mydaeinae gehört, wie schon SNYDER angegeben hatte.

Dimorphia (mehrere Arten; nach VAN EMDEN Synonym: *Didieromyia* Séguy 1937) gehört nach dem Bau des Legrohres (Abb. 36), dessen Untersuchung (bei *D. flavicornis* Macq.) mir von Mr. A. C. PONT ermöglicht wurde, ebenfalls zu den Mydaeinae, wie auch VAN EMDEN richtig angibt. Wie bei *Hebecnema* ist aber die Radius-Gabel auf der Oberseite des Flügels ohne Börstchen, und wie bei dieser Gattung sind 3 Spermatheken vorhanden. *Dimorphia* gehört also wie *Hebecnema* wahrscheinlich zu den ursprünglichsten Gattungen der Mydaeinae. Cerci und Postgenitalplatte des Legrohres erinnern sehr an *Graphomya*, eine Gattung, die wenigstens im Bau des Legrohres noch

ursprünglichere Merkmale zeigt als *Hebecnema*. Stark abgeleitet ist *Dimorphia* allerdings in der fast vollständigen Reduktion der Tergite 6 und 7 im Legrohr. Das Ei von *Dimorphia* (wahrscheinlich: *flavicornis* Macq.) hat nach CUTHBERTSON (zit. nach VAN EMDEN 1951, p. 332) keine Seitenflügel, sondern einen kurzen Stiel. Wenn diese beiden Merkmale bei allen Arten der Gattung vorhanden sind, dann würden sie die Annahme der Monophylie von *Dimorphia* stützen, an der aber auch nach den sonstigen Umständen kaum zu zweifeln ist.

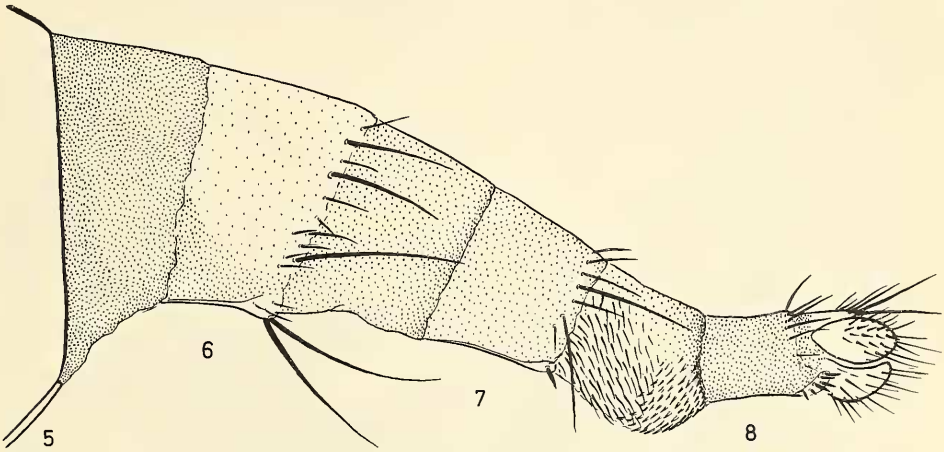


Abb. 36. Legrohr des Weibchens von *Dimorphia flavicornis* Malloch.

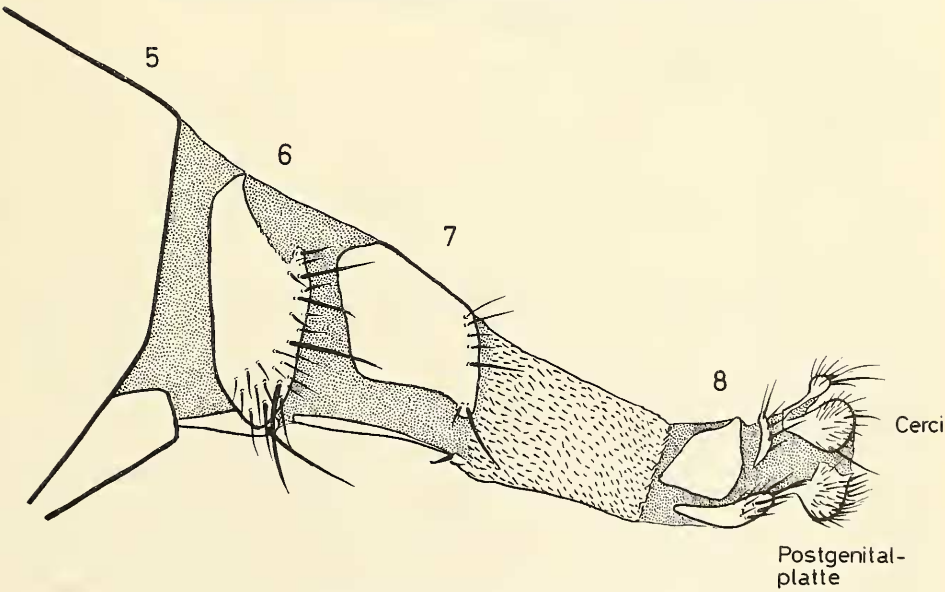


Abb. 37. Legrohr des Weibchens von *Xenosia ungulata* Stein.

Aus der orientalischen und papuanischen Region sind mehrere Gattungen bekannt, die offenbar zu den Mydaeinae gehören.

Von *Metopomyia* (MALLOCH 1922; einzige Art: *M. atropunctipes* Mall. aus Victoria in Südaustralien) kenne ich nur ein sehr schlecht erhaltenes Männchen (im British Museum). Auch bei ihm ist, wie bei *Dimorphia*, die Oberseite der Radius-Gabel nackt.

Ich halte es für möglich, daß beide Gattungen nahe miteinander verwandt sind. MALLOCH hatte für *Dimorphia* angegeben „similar to *Muscina*" und für *Metopomyia* „related to *Helina*". Eine endgültige Entscheidung über *Metopomyia* wird erst nach der Untersuchung des Legrohres möglich sein.

Die Gattungen *Balioglutum* (ALDRICH 1925; 1 Art in Queensland) und *Bryantina* (Malloch 1926: 1 Art aus Java) sind mir unbekannt. Ich kann daher nicht entscheiden, ob sie zu den Mydaeinae gehören oder nicht. *Bryantina* soll *Graphomya* nahestehen. Es ist zu erwarten, daß sich darunter besonders ursprüngliche Arten befinden, die dem Grundplan der Gruppe nahestehen.

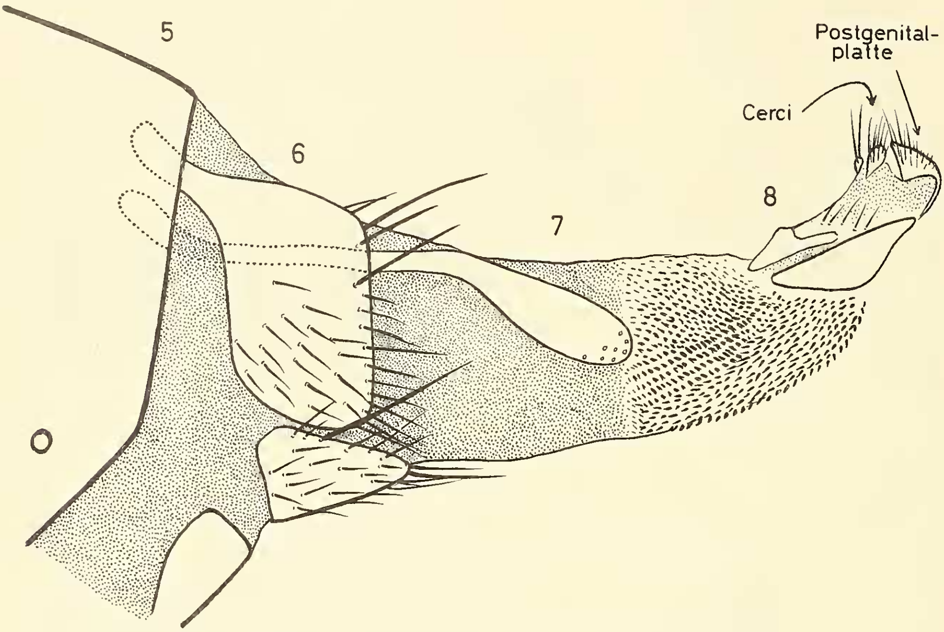


Abb. 38. Legrohr des Weibchens von *Pendleburyia longicornis* Stein.

Xenosia (Malloch 1921; 4 Arten) im engeren Sinne ist von VAN EMDEN (1939) wegen ihres breiten Thorakalschüppchens zu den Muscini gestellt worden. Nach dem Bau des Legrohres (Abb. 37) kann es aber keinen Zweifel darüber geben, daß die Gattung mit der folgenden und mit *Mydaea* nahe verwandt ist. Nach THOMSON (1947) ist auch das Ei von *X. ungulata* Stein (Species typica) demjenigen von *Mydaea urbana* Mg. ähnlich. Die Larve schlüpft (ebenfalls nach THOMSON) mit den Merkmalen des zweiten Stadiums (wie bei *Myospila, Mydaea, Hebecnema*).

Die Namen *Lasiopelta* (Malloch 1928: *orientalis;* Typen von mir in London untersucht) — *Pahangia* (Malloch 1928: *P. flavipennis* Mall.; Typen von mir in London untersucht) — *Sinomuscina* (Séguy 1937: *S. grisea* Séguy; Typen von mir in Paris untersucht) — *Xenosina* (Malloch 1925, nec Warren 1900: Lepidoptera) sind wahrscheinlich auf ein und dieselbe Artengruppe (etwa 1 Dutzend Arten) zu beziehen, die sich von *Xenosia* durch ein schmales Thorakalschüppchen unterscheidet. Ohne Zweifel ist diese Gruppe mit *Xenosia* und *Mydaea* nahe verwandt.

Dies gilt auch für *Eumydaea* (Karl 1935; 1—2 Arten untersucht: *E. argentata* Walk.) und *Eumyiospila* (Malloch 1926: *E. spinifemorata* Mall.; oberflächlich untersucht im British Museum).

Pendleburyia (Malloch 1928: 1 Art) hat im Legrohr stark abgeleitete Merkmale (Abb. 38), gehört aber ohne Zweifel in dieselbe Verwandtschaftsgruppe.

Von *Papuaia* (Malloch 1921; Species typica: *rufescens* Stein; ♂ im British Museum untersucht) und *Algethimyia* (Séguy 1937; Species typica: *rufa* Séguy; Typus im Museum Paris untersucht), beide aus Neuguinea beschrieben, kenne ich leider nur Männchen. Beide scheinen mir aber, soweit das ohne Untersuchung des Legrohres gesagt werden kann, in die vorliegende Verwandtschaftsgruppe zu gehören, haben aber mindestens im Fehlen der Praealarborste ein abgeleitetes Merkmal.

E. 2 (Unterfamilien Limnophorinae und Coenosiinae)

Die nahe Verwandtschaft der Limnophorinae und Coenosiinae ist nur von wenigen Autoren erkannt worden. Oft werden auch heute noch die Coenosiinae als besondere Unterfamilie der Muscidae geführt, während die „Limnophorini" zusammen mit den „Mydaeini" und „Phaoniini" in einer Unterfamilie „Phaoniinae" zusammengefaßt werden. Dadurch werden die tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse vollkommen verschleiert. Die Sonderstellung, die man den Coenosiinae innerhalb der Muscidae anweist, wird oft auch mit ihren angeblich besonders nahen Verwandtschaftsbeziehungen zu den Anthomyiidae begründet, für die eine Anzahl von Zwischen- oder Übergangsformen sprechen sollen. Aber solche Übergangsformen gibt es nicht. Sie verdanken den Anschein, solche zu sein, nur zufälligen, durch Konvergenz entstandenen Ähnlichkeiten.

Das einzige apomorphe Grundplanmerkmal, das für die Gruppe Limnophorinae + Coenosiinae angegeben werden kann, ist das Fehlen der pra. Reduktion dieser Praealarborste kommt zwar auch sonst bei den Muscidae nicht selten vor. Sie ist also zweifellos mehrfach durch Konvergenz entstanden. Aber das schließt nicht aus, daß ihr Fehlen bei den Limnophorinae + Coenosiinae als synapomorphes Merkmal dieser Gruppe anzusehen ist. Dafür spricht auch die Tatsache, daß alle durch dieses Merkmal ausgezeichneten Arten auch in ihren sonstigen Merkmalen so dicht aneinander anschließen, daß zwischen den ursprünglichsten und den abgeleitetsten Arten kaum eine Lücke vorhanden ist.

Vielleicht kann auch die unpaarige Striemung des Mesonotums als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Gruppe angesehen werden. Das ist ein bei den Muscidae verhältnismäßig ungewöhnliches Merkmal. Im allgemeinen sind auf dem Mesonotum nur 2 seitliche dunkle Striemen im Zuge der dc vorhanden. Selten (z. B. bei *Fannia canicularis*) tritt dazu noch eine 3. Strieme in der Mittellinie. Bei den Limnophorinae + Coenosiinae ist das meist der Fall. Allerdings kann die mittlere Strieme (sekundär?) auch fehlen. In anderen Fällen ist infolge Aufhellung und Verdunkelung eine Striemenzeichnung auf dem Mesonotum überhaupt nicht zu erkennen. Es bleibt daher fraglich, ob die unpaarige Striemung des Mesonotums wirklich als abgeleitetes Grundplanmerkmal der ganzen Gruppe zu deuten ist.

Sehr schwierig ist die Untergliederung der Gruppe. Das liegt vor allem daran, daß zahlreiche Gattungen der nicht-paläarktischen Regionen bisher nur nach oberflächlichen Merkmalen beschrieben und wegen ihrer Seltenheit in den Sammlungen genauerer morphologischer Untersuchung nicht zugänglich sind. Auch die große Zahl der paläarktischen und nearktischen Arten, von denen nicht wenige bisher auch nur in einzelnen Exemplaren bekannt und in den meisten Sammlungen nicht vertreten sind, läßt die unerläßlichen morphologischen Untersuchungen, die von einer weit genaueren Kenntnis der Lebensweise, als wir sie heute besitzen, unterstützt werden müßten, als eine Aufgabe erscheinen, die nur in Jahrzehnten intensiver Arbeit nach und nach zu lösen sein wird.

Immerhin ist schon jetzt deutlich, daß die Hauptmasse der Arten zu zwei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen, den Limnophorinae oder den Coenosiinae, gehört. Die Coenosiinae sind als monophyletische Gruppe hinreichend begründet. Für die Limnophorinae gilt das nicht. Hier scheint namentlich die Ähnlichkeit, die zwischen den in der „Gattung" *Spilogona* zusammengefaßten Arten besteht, im wesentlichen auf Symplesiomorphie zu beruhen. Namentlich besteht der Verdacht, daß die in Neuseeland

vorkommende Artengruppe dieser „Gattung" (zusammen mit einigen anderen) als Schwestergruppe aller übrigen Limnophorinae + Coenosiinae anzusehen sein könnte. Für sehr wahrscheinlich halte ich das aber nicht. Trotzdem möchte ich ausdrücklich betonen, daß die Unterscheidung der beiden Unterfamilien Limnophorinae und Coenosiinae bisher nicht durch zwingende Beweise für ihre Richtigkeit gestützt werden kann.

1. Unterfamilie Limnophorinae

Wie bereits mehrfach betont wurde, gibt es bisher keine Möglichkeit, die Limnophorinae als monophyletische Gruppe sicher zu begründen. Unsicherheit besteht vor allem über die Stellung derjenigen Arten und Gattungen, die bei den Limnophorinae unter der Bezeichnung „neuseeländische Artengruppe" und bei den Coenosiinae als „Pseudocoenosia-Gruppe" zusammengefaßt sind. Bei einigen von diesen ist es keineswegs sicher, daß sie wirklich zu der Unterfamilie gehören, zu der sie im folgenden gestellt werden.

Die Gattung *Gymnodia* (Syn. *Anaclysta*), die ich bisher (1955—1964) in Übereinstimmung mit anderen Autoren zu den Limnophorinae stellte, gehört nicht hierher, sondern in die Verwandtschaft von *Helina* (siehe S. 45).

a) Neuseeländische Artengruppe

Die Gruppe E. 2 ist in Neuseeland und auf den südlich von Neuseeland gelegenen subantarktischen Inseln mit einer Reihe von Arten vertreten, die auf verschiedene Gattungen verteilt werden.

„*Spilogona*" (mit 19 beschriebenen Arten) ist nach Malloch (1934, p. 209) „the predominats genus in New Zealand". Mit dieser Feststellung ist aber gar nichts gewonnen, denn in der „Gattung *Spilogona*", die auch in der Holarktis zahlreiche Arten besitzt, werden heute alle diejenigen Arten vereinigt, die sich in ihren Merkmalen am wenigsten weit vom Grundplan der Limnophorinae entfernt haben und denen die abgeleiteten Merkmale der übrigen Gattungen fehlen. „*Spilogona*" ist in ihrer heutigen Umgrenzung also zweifellos keine monophyletische, sondern eine paraphyletische Einheit. Auch für die gemeinsamen Vorfahren der Limnophorinae und Coenosiinae müssen wir annehmen, daß ihre Merkmale kaum von denen mancher „*Spilogona*"-Arten verschieden waren. Zur Zeit läßt sich die Möglichkeit nicht ausschließen, daß es unter den Arten, die man zu *Spilogona* stellt, einige gibt, die mit den übrigen Limnophorinae nicht näher verwandt sind als mit den Coenosiinae, weil sie sich von den gemeinsamen Vorfahren beider Gruppen abgespalten haben, ehe das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Coenosiinae und den eigentlichen Limnophorinae entstand. Die Prüfung dieser Frage ist eine der wichtigsten Zukunftsaufgaben in der Systematik der Muscidae; denn die genauen Verwandtschaftsbeziehungen der neuseeländischen Arten könnten Licht auf das Alter mehrerer Teilgruppen dieser Familie werfen.

Paralimnophora Lamb mit zwei auf den subantarktischen Inseln endemischen Arten (*indistincta* Lamb und *depressa* Lamb), die ich in London (British Museum) untersuchen konnte, unterscheidet sich von *Spilogona* durch die breite Stirn der Männchen, die auch wie beim ♀ 2 ors besitzt. Das ist ein abgeleitetes Merkmal, das bei den Muscidae nicht selten (siehe S. 3) und so auch bei den Limnophorinae und Coenosiinae auftritt. Da es besonders bei Arten im kälteren Klima aufzutreten scheint (siehe S. 3), wäre es sehr leicht denkbar, daß die *Paralimnophora*-Arten an Ort und Stelle aus „*Spilogona*"-ähnlichen Vorfahren entstanden und nicht etwa mit ähnlich ausgezeichneten Arten der Nordkontinente näher verwandt sind. Zu *Paralimnophora* könnten nach meinen Notizen auch „*Coenosia*" *fumipennis* Lamb und „*Coenosia*" *purgatoria* Hutton gehören.

Paracoenosia Malloch (2 Arten auf den subantarktischen Inseln; siehe Harrison 1956) ist mir unbekannt, aber vielleicht ähnlich zu beurteilen.

Dasselbe gilt für *Millerina* Malloch (3 Arten von MALLOCH 1925 als Sg. von „*Melanochelia*" beschrieben). Das Weibchen von *M. limpida* Hutton (British Museum) hat nur eine ors und Dörnchen am Legrohr. Ob diese Dörnchen auf den Cerci oder auf der Postgenitalplatte stehen wie bei manchen abgeleiteten *Spilogona*-Arten der paläarktischen Region, läßt sich am trockenen Tier nicht feststellen.

Bemerkenswert ist, daß ursprüngliche Limnophorinae mit den diagnostischen Merkmalen der Gattung *Spilogona* in der orientalisch-papuanischen Region (einschließlich Australien) nicht häufig zu sein scheinen. Hier sind stärker abgeleitete Arten der Unterfamilie verbreitet (siehe unten). Das könnte dafür sprechen, daß die neuseeländischen (und subantarktischen) Arten wirklich einer sehr alten Faunenschicht angehören.

Von *Limnohelina* (Malloch 1930; Species typica: *debilis* Hutton) gibt MALLOCH an, sie sei „an offshoot from *Spilogona*". Mir ist (aus dem British Museum) nur ein Männchen von „*Limnohelina spinipes* Walker" bekannt, das eine breite Stirn mit 2 ors (ähnlich wie *Paralimnophora*) besitzt. Bei ihm ist vor der sa auch eine Borste vorhanden, die deutlich etwas länger und kräftiger ist als die Grundbehaarung und die daher wohl als pra zu deuten ist. Wenn die Art wirklich mit *debilis* Hutton nahe verwandt ist, dann dürfte *Limnohelina* eher in die Verwandtschaft von *Helina* als in die der Limnophorinae gehören. Eine Untersuchung des Legrohres würde diese Frage klären können.

b) Limnophorini

Zu den Limnophorini gehört eine große Gruppe von Gattungen, die durch die Kombination einer Anzahl apomorpher Merkmale ausgezeichnet sind. Diese Gruppe (siehe weiter unten unter „*Limnophora*-Gruppe") ist sicher monophyletisch.

Außerdem gibt es aber mehrere Gattungen, deren Zugehörigkeit zu den Limnophorini bis jetzt eigentlich nur damit begründet werden kann, daß ihnen die abgeleiteten Merkmale der Coenosiinae fehlen und daß sie andererseits der Gruppe der soeben genannten Gattungen so ähnlich sind, daß eine scharfe Grenze gegenüber diesen nicht gezogen werden kann. Eine Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse läßt sich vor allem von einer genaueren Untersuchung des Rüssels und des weiblichen Legrohres erwarten. Manche Arten stimmen in der äußeren Form des Rüssels (schlankes, schwarzglänzendes Haustellum mit kleinen Labellen und großen Praestomalzähnen), die auf räuberische Lebensweise hinweist, mit der oben genannten Gattungsgruppe überein. Andere dagegen haben kurze Rüssel mit hell bestäubtem Haustellum und großen Labellen. Ob es im Rüssel der Limnophorini abgeleitete Grundplanmerkmale gibt, ist nicht bekannt. Unterschiede bestehen auch im Legrohr.

Die Hauptmasse der Arten, für die alles das gilt, ist heute in der Gattung *Spilogona* vereinigt. In der paläarktischen Region scheint es innerhalb dieser Gattung 2 annähernd gleich große Artengruppen zu geben. Bei der einen ist die Postgenitalplatte kurz (gestaucht) und bedornt (Textfig. 58). Es wäre möglich, daß dies als Vorstufe für die eigenartige Form der Postgenitalplatte angesehen werden kann, die für die oben umschriebene Gattungsgruppe (*Limnophora*-Gruppe) charakteristisch ist. Dann könnte man annehmen, daß diese Artengruppe, zu der auch der Gattungstypus von *Spilogona (carbonella)* gehört, mit der *Limnophora*-Gruppe am nächsten verwandt ist. Allerdings wird das beschriebene Legrohrmerkmal durch kein anderes abgeleitetes Merkmal unterstützt, so daß bisher nicht einmal sicher ist, ob die Arten mit der angegebenen Ausbildung des Legrohres wirklich eine monophyletische Gruppe bilden.

Eine kurze, bedornte Postgenitalplatte hat auch das Weibchen von *Spilogona spinicosta* Stein (Tibet), bei der beide Geschlechter eine breite Stirn mit jederseits 2 ors besitzen. Leider sind von den beiden anderen Arten, bei denen das auch der Fall ist *(karelia* und *lapponica)*, die Weibchen nicht bekannt. Es ist daher nicht sicher, ob die 3 Arten (bei *lapponica* ist nicht sicher bekannt, ob die Männchen auch ors besitzen)

wirklich näher miteinander verwandt sind. Aber selbst wenn das der Fall sein sollte, dürfte diese kleine monophyletische Gruppe nicht als eigene Gattung *(Spilogonoides)* der Gattung *Spilogona* gegenübergestellt werden, wie das geschehen ist.

Die 2. Artengruppe von „*Spilogona*" hat eine nicht verkürzte und nicht bedornte, sondern mit langen Haaren besetzte Postgenitalplatte (Textfig. 57). Das entspricht wahrscheinlich dem Grundplan der Limnophorinae. Abgeleitete Merkmale sind für diese Artengruppe nicht bekannt. Es läßt sich daher vorläufig nicht entscheiden, ob die holarktischen Träger dieses Merkmales näher miteinander verwandt sind und ob sie, wenn das der Fall sein sollte, mit den holarktischen Arten der 1. Gruppe (kurze bedornte Postgenitalplatte) oder mit der neuseeländischen Artengruppe näher verwandt sind. Jedenfalls werden alle 3 Artengruppen (holarktische Arten mit kurzer, bedornter Postgenitalplatte, holarktische Arten mit langer, behaarter Postgenitalplatte und neuseeländische Artengruppe) heute noch unter dem Namen „*Spilogona*" zusammengefaßt, von dem man daher annehmen muß, daß er eine paraphyletische Gruppe bezeichnet.

Antipodomyia Malloch (1921 Species typica *A. bancrofti* Malloch aus Queensland) wird von Séguy (1937) als Synonym zu *Spilogona* gestellt. Damit ist aber nicht mehr gesagt, als daß sie zu den ursprünglichsten Formen der Gruppe gehört. Es läßt sich nicht entscheiden, ob sie mit neuseeländischen oder mit anderen „*Spilogona*"-Arten näher verwandt ist. Nach den Typen (im British Museum) sind Cerci und Postgenitalplatte nur behaart; sie tragen keine Dörnchen.

Die äthiopischen Arten, die van Emden unter „*Spilogona*" anführt, lassen sich vorläufig nicht beurteilen, da über die Ausbildung ihres Legrohres nichts bekannt ist. Es ist sogar möglich, daß die eine oder andere Art, die van Emden zu *Spilogona* stellt, zur *Limnophora*-Gruppe s. str. gehört. Dieser Verdacht richtet sich insbesondere gegen die Arten *gilvifrons, lispoides, dichoptica* und *obliquesinata,* bei denen die Stirn der Männchen (soweit bekannt) breit ist, eventuell 1 oder 2 ors besitzt und bei denen (allen?) das Prosternum und die Gabel des Radialsektors Börstchen tragen.

Van Emden (p. 376) äußert auch die Vermutung, daß die eigenartige Gattung *Oramydaea* Snyder (1 äthiopische Art) in die Nähe von *Spilogona* gehört. *Oramydaea* gehört aber zu den Mydaeinae (siehe S. 52).

Die äthiopischen Gattungen *Camptotarsopoda* Strand (= *Camptotarsus* Stein; 5 äthiopische Arten) und *Prohydrotaea* van Emden (2 Arten) bezeichnet van Emden als „obviously transitional between the *Limnophora*-group and *Hydrotaea* — *Ophyra*" (p. 441). Aber solche Übergangsformen gibt es ebensowenig wie Übergangsformen zwischen den Anthomyiidae und Muscidae oder zwischen den Fanniinae und den übrigen Muscidae. *Prohydrotaea* ist eine polyphyletische „Gattung" der Muscinae. Die eine der beiden in dieser Gattung beschriebenen Arten gehört zu *Azelia,* die andere zu *Hydrotaea.* Der Name *Prohydrotaea* ist Synonym zu *Azelia* (siehe S. 28). *Camptotarsopoda* dagegen ist wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe (apomorph: Ausgestaltung der männlichen Mittelbeine; siehe van Emden 1951, p. 379, Fig. 12), die mit irgendeiner Teilgruppe von „*Spilogona*" näher verwandt sein dürfte. Malloch hatte sie (teste van Emden 1951, p. 439) als Subgenus zu *Helina* gestellt. Das Legrohr ist leider nicht beschrieben.

Ähnliches gilt von *Xenomyia* (11 äthiopische Arten nach van Emden). Für die Annahme, daß *Xenomyia pseudolispe* Emd. nähere Verwandtschaftsbeziehungen zur Gattung *Lispe* haben könnte, scheint mir nichts zu sprechen.

Die Gattung *Jeanneliotis,* für die Séguy (1940) eine eigene Unterfamilie errichtete, stellt van Emden als Synonym zu *Xenomyia.* Das scheint mir ganz unzureichend begründet. Bisher ist nur ein einziges Männchen (*J. notabilis* Séguy) bekannt, das ich in Paris gesehen habe. Auffällig ist unter anderem das Vorhandensein einer Posterodorsalborste auf den Hinterschienen. Ohne Untersuchung des Legrohres (und der weiblichen Stirnbildung) ist es ganz unmöglich, zu sagen, ob die Gattung überhaupt zu den Limnophorinae gehört.

Agenomyia Albuquerque (mit der einzigen neotropischen Art *A. fumipennis* Alb.) soll nach ALBUQUERQUE (1953) *Xenomyia* und *Spilogona* nahe stehen. Was *Xenomyia* anbetrifft, so ist das schon wegen der Verbreitung unwahrscheinlich. Das ♂ von *Agenomyia* hat eine breite Stirn mit 1 ors. Man hätte zu prüfen, ob die Gattung nicht, wie die meisten neotropischen Limnophorinae, zur *Limnophora*-Gruppe gehört.

Ungeklärt im einzelnen ist auch die Stellung der Gattungen *Villeneuvia, Neolimnophora* und *Lispoides*. Sie alle zeichnen sich durch die breite Stirn der Männchen aus. Aber nur bei einigen neotropischen Arten, die mit Recht oder Unrecht zu *Lispoides* gestellt werden, sind im männlichen Geschlecht auch ors vorhanden. Beim nordamerikanischen Gattungstypus von *Lispoides (aequifrons)* und bei *Neolimnophora* (2 europäische Arten) haben nur die Weibchen ors, bei *Neolimnophora* (1 europäische Art) fehlen diese in beiden Geschlechtern.

Die in Neuseeland endemische Gattung *Exsul* steht nach SÉGUY (1937) der Gattung *Lispoides* äußerst nahe. Die einzige bekannte Art (*E. singularis* Hutton) weicht aber schon habituell von allen anderen Muscidae stark ab. Ihre Flügel sind, ähnlich wie bei *Empis platyptera,* stark verbreitert. Die Stirnbildung ist in beiden Geschlechtern kaum verschieden. Wangen wie bei *Lispe* mit nach unten gerichteten Börstchen. Die Hinterschienen haben drei Posterodorsalborsten. Ohne Untersuchung des Legrohres halte ich es für unmöglich, die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung zu klären.

Neolimnophora stimmt mit der *Limnophora*-Gruppe darin überein, daß das Prosternum an den Seiten beborstet ist. Daher habe ich an die Möglichkeit einer näheren Verwandtschaft mit dieser Gruppe gedacht. Aber die Ausbildung der Postgenitalplatte liefert keine Stütze für diese Annahme.

Die Beziehungen der Gattungen *Lispoides, Neolimnophora* und *Villeneuvia* zueinander und zu anderen Teilgruppen der Limnophorinae (z. B. bestimmten Artengruppen von „*Spilogona*") sind vollkommen ungeklärt. Daher ist es auch unmöglich, eine bestimmte Ansicht über die Herkunft der südamerikanischen *Lispoides*-Arten zu machen. Es scheint, daß außer den bei MALLOCH (1934) und SNYDER (1951) angeführten noch weitere Arten zu *Lispoides* gehören, die zur Zeit noch unter den Gattungsnamen *Limnophora* oder *Spilogona* geführt werden.

Limnophora-Gruppe

Eine monophyletische Gruppe innerhalb der Limnophorini bildet jedenfalls die *Limnophora*-Gruppe. Sie entspricht der „Division II" der Einteilung von COLLIN (1921). Die Monophylie dieser Gruppe wird durch eine Anzahl apomorpher Grundplanmerkmale begründet:

1. Gabel des Radialsektors auf der Ober- und Unterseite des Flügels mit Börstchen.
2. Ränder des Prosternums beborstet.
3. Rüssel schlank, mit glänzendem, stark sklerotisiertem Haustellum, kleinen Labellen und stark entwickelten Praestomalzähnen (Raubrüssel).
4. Postgenitalplatte des weiblichen Legrohres „in einen aufwärts gekrümmten, dornenbewehrten Schweif verlängert".

Es ist möglich, daß nicht alle diese Merkmale als apomorphe Grundplanmerkmale der *Limnophora*-Gruppe allein anzusehen sind. Das eine oder andere (Rüssel?) teilt die Gruppe vielleicht mit ihrer Schwestergruppe, so daß es als Grundplanmerkmal einer übergeordneten Gruppe gelten müßte. Das müßte aber erst noch geklärt werden.

Ich halte es für möglich, daß die Schwestergruppe der *Limnophora*-Gruppe unter den „*Spilogona*"-Arten mit verkürzter und dörnchenbewehrter Postgenitalplatte zu suchen ist. Wenn man die Legrohre dieser Gruppen vergleicht (vgl. vor allem Textfig. 52 B, 58 A, K mit Textfig. 52 A, 53), so möchte man annehmen, daß der „dornenbewehrte Schweif", in den die Postgenitalplatte der *Limnophora*-Gruppe ausgezogen ist, nicht durch eine einfache Verlängerung der ursprünglichen Genitalplatte, sondern durch eine Ausbuchtung ihres Ventralrandes entstanden ist, die noch erheblich über

das hinausgeht, was man bei der oben genannten *Spilogona*-Gruppe beobachtet. Der Oberrand des „Schweifes" der Postgenitalplatte der *Limnophora*-Gruppe würde dann also nicht dem Dorsalrande, sondern dem (freien) Hinterrande bzw. hinteren Ventralrande der ursprünglichen Postgenitalplatte entsprechen. Die Frage ist auch im Hinblick auf *Lispe* (siehe unten) wichtig.

Innerhalb der *Limnophora*-Gruppe werden mehrere Gattungen unterschieden: *Limnophora, Apisia* (1 äthiopische Art), *Rheamyia* (1 äthiopische Art), *Pseudolimnophora* (mehrere paläarktische bzw. holarktische, äthiopische, orientalische und papuanisch-australische Arten), *Bucephalomyia* (1 nordamerikanische Art; siehe Huckett 1932), *Calliophrys* (mehrere paläarktische, orientalische, 1 papuanisch-australische Art), *Syllimnophora, Thaumatochaeta, Teleutochaeta, Mesochaeta, Rhyncholimnophora, Microchylum* (sämtlich südamerikanisch), eventuell *Heliographa* (orientalisch) und *Limnia*.

Die ursprünglichsten Arten der ganzen Gruppe sind zur Zeit in der Gattung *Limnophora* zusammengefaßt. Die Ähnlichkeit der in ihr vereinigten Arten beruht auf Symplesiomorphie. Offenbar ist also *Limnophora* eine paraphyletische Gruppe. Dem entspricht die Tatsache, daß ihr Verbreitungsgebiet etwa dem Gesamtverbreitungsgebiet der *Limnophora*-Gruppe entspricht. Besonders auffällig ist es, daß die Gruppe im Gegensatz zu den ursprünglichen Formen der Limnophorinae („*Spilogona*" u. a., siehe oben unter „neuseeländische Artengruppe") offenbar nicht in Neuseeland vorkommt, daß sie andererseits aber in Südamerika stark vertreten ist. Hier scheinen dagegen die ursprünglichen Limnophorinae *(„Spilogona")* nicht oder nur spärlich vertreten zu sein.

Wie bei so vielen Verwandtschaftsgruppen der Muscidae gibt es auch in der *Limnophora*-Gruppe Arten, bei denen sich die Männchen in der Stirnbildung nicht oder nicht wesentlich von den Weibchen unterscheiden, bei denen also die weibliche Stirnbildung (einschließlich ors) auf die Männchen übertragen worden ist. Die Arten der Gattungen oder „Untergattungen" *Calliophrys* und *Pseudolimnophora* (? = *Limnella*), bei denen das der Fall ist, bilden offenbar eine monophyletische Gruppe. Möglicherweise gehört zu dieser auch die Gattung *Emmesina* (mit der einzigen, orientalischen Art *annandalei* Malloch). Schon Malloch (1921) gab an, daß die Stirn der Männchen nicht von denen der Weibchen verschieden ist. Nach Pont (in litt.) gehört die Gattung sicher zu den Limnophorini. Börstchen sind nach ihm an der Radialis-Gabel vorhanden, und das Prosternum ist an den Seiten beborstet. Eine pra fehlt. Eine Untersuchung des Legrohres steht allerdings noch aus.

Auch die neotropischen „Gattungen" *Microchylum, Syllimnophora, Thaumasiochaeta, Teleutochaeta, Mesochaeta*[14] und *Rhyncholimnophora* zeichnen sich durch das gleiche Merkmal aus. Die Annahme ist naheliegend, daß auch sie zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Bisher kann die Frage aber noch nicht entschieden werden. Sollte sich die Annahme bewahrheiten, dann wäre zu fragen, ob diese neotropische Gruppe mit der altweltlichen *Calliophrys-Pseudolimnophora*-Gruppe näher verwandt ist und in dieser ihre Schwestergruppe besitzt oder ob nähere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen dem *Syllimnophora*-Komplex und den (oder einigen) neotropischen „*Limnophora*"-Arten bestehen. Erst wenn diese Frage beantwortet ist, wird sich entscheiden lassen, mit wie vielen getrennten Stämmen die Limnophorini nach Südamerika gekommen sind. Sollte sich eine nähere Verwandtschaft des *Syllimnophora*- und des *Calliophrys*-Komplexes herausstellen, dann müßte man wohl annehmen, daß die *Syllimnophora*-Gruppe in Südamerika einer älteren, vielleicht eozänen Einwanderungsschicht in Südamerika angehört, denn der *Calliophrys-Pseudolimnophora*-Komplex scheint heute in Nordamerika zu fehlen mit Ausnahme der holarktisch verbreiteten *Pseudolimnophora nigripes* R.-D., die aber für einen Anschluß des *Syllimnophora*-Komplexes nicht in Frage kommt. Die südamerikanischen „*Limnophora*"-Arten dürften

[14] *Mesochaeta* Stein 1911 ist präokkupiert durch *Mesochaeta* Brauer & Bergenstamm 1891.

dann, trotz ihrer relativ ursprünglichen Merkmale, einer jüngeren Einwanderungsschicht angehören, wenn nicht auch sie verschiedenen Stämmen angehören, die zu verschiedenen Zeiten nach Südamerika gekommen sind. Die so wichtigen Beziehungen der südamerikanischen Limnophorini zu denen der Nordkontinente, aus denen sie zweifellos stammen, sind jedenfalls noch lange nicht so gut geklärt, wie das bei den Fanniinae, trotz aller auch hier noch offenen Fragen, der Fall ist.

Die anderen, meist nur wenige Arten umfassenden und lokal verbreiteten „Gattungen" (*Apisia, Rheamyia,* auch *Heliographa* und *Limnia,* soweit sie von *Limnophora* getrennt werden) sind, wie der *Syllimnophora-* und *Calliophrys*-Komplex, durch apomorphe Merkmale (aber nicht durch dichoptische Männchen) ausgezeichnete Gruppen, die mit verschiedenen Teilgruppen der paraphyletischen „Gattung" *Limnophora* näher verwandt sein dürften. Im einzelnen ist das aber bisher durchaus ungeklärt. Wohin *Brachiophyra* (Mexiko) gehört, ist mir ebenfalls unbekannt.

Lispe-Gruppe

Eine monophyletische Gruppe bildet ohne jeden Zweifel auch die *Lispe*-Gruppe. Das ist durch die folgenden apomorphen Grundplanmerkmale begründet:

1. Stirnbildung der Männchen wie bei den Weibchen (mit ors) (Textfig. 95, 96).
2. Pteropleura beborstet.
3. Wangen beborstet.
4. Palpen am Ende löffelförmig verbreitert (Textfig. 72—82).
5. Postgenitalplatte des weiblichen Legrohres schweifähnlich verlängert (Textfig. 83—94).
6. Praegonite des männlichen Kopulationsapparates fehlen (Textfig. 127—147).
7. Surstyli mit der Basis in die Tiefe des Hypopygiums verlagert. Bei den meisten Arten sind sie vollständig reduziert.
8. Haustellum des Rüssels schlank, stark sklerotisiert, glänzend. Labellen klein, mit großen Praestomalzähnen.

Einige dieser Merkmale (2, 3, 4, 6) sind, innerhalb der Limnophorinae, auf die *Lispe*-Gruppe beschränkt. Sie sind zur Begründung der Monophylie der Gruppe wichtig, als deren autapomorphe Merkmale aber weiterhin zur Ermittlung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen ohne Bedeutung. Soweit einige dieser Merkmale (z. B. 2, 6) auch außerhalb der Limnophorinae vorkommen, sind sie dort zweifellos unabhängig entstanden und weisen nicht auf gemeinsame Vorfahren mit den *Lispe*-Arten hin.

Die Ausbildung der Postgenitalplatte des Weibchens scheint auf eine nähere Verwandtschaft mit der *Limnophora*-Gruppe hinzuweisen. Auch die Ausbildung des Rüssels könnte zur Stützung dieser Annahme herangezogen werden. Im Hinblick auf die Stirnbildung der Männchen würde man sogar an eine nähere Verwandtschaft mit dem *Calliophrys-* oder *Syllimnophora*-Komplex der *Limnophora*-Gruppe denken. Das würde aber bedeuten, daß entweder die Börstchen an der Gabel des Radialsektors und die Beborstung des Prosternums (beide Merkmale fehlen bei der *Lispe*-Gruppe) bei der *Limnophora*-Gruppe mehrmals unabhängig entstanden oder daß beide Merkmale bei der *Lispe*-Gruppe sekundär zurückgebildet worden sind. Das halte ich nicht für wahrscheinlich. So bliebe wohl nur die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen der *Lispe-* und der gesamten *Limnophora*-Gruppe.

Es ist aber durchaus die Frage, ob die Verlängerung der Postgenitalplatte wirklich als synapomorphes Merkmal der beiden Gruppen angesehen werden kann. Vielleicht ist sie bei der *Lispe*-Gruppe auf ganz andere Weise, nämlich durch einfache Verlängerung, zustande gekommen als bei der *Limnophora*-Gruppe, bei der eine Vorwölbung des Unterrandes vorzuliegen scheint. *Villeneuvia* (Textfig. 67) und *Neolimnophora* (Textfig. 68 B) könnten den Weg andeuten, den die *Lispe*-Gruppe gegangen ist. Dann

wäre der Oberrand der verlängerten Postgenitalplatte bei der *Lispe*-Gruppe tatsächlich der Oberrand und nicht, wie bei der *Limnophora*-Gruppe, der Hinter- bzw. der hintere Unterrand. Durch genaue Untersuchungen müßte sich die Frage klären lassen.

Falls mein Verdacht zuträfe, könnte die *Limnophora*-Gruppe, die vielleicht mit einer Teilgruppe von „*Spilogona*" näher verwandt ist, nicht als Schwestergruppe der *Lispe*-Gruppe angesehen werden. Vielleicht wäre diese unter den etwas problematischen Gattungen mit dichoptischen Männchen (*Lispoides*, *Villeneuvia*, *Neolimnophora*), vielleicht aber ebenfalls unter einer Teilgruppe von „*Spilogona*" zu suchen. Anhaltspunkte gibt es bisher dafür nicht. Der sehr eigenartige männliche Kopulationsapparat der *Lispe*-Gruppe legt den Gedanken nahe, daß man die Vorstufen dieser Entwicklung bei anderen Gattungen der Limnophorini zu finden versuchen sollte.

Die *Lispe*-Gruppe ist auf allen Kontinenten verbreitet und besitzt überall endemische Arten. Ihre Verbreitungstüchtigkeit geht auch daraus hervor, daß sie auf Hawaii und auf anderen pazifischen Inseln endemische Arten ausgebildet hat. Der relativ große Formenreichtum und die Neigung zur geographischen Variation bei weit verbreiteten Arten sprechen dafür, daß isolierte Populationen sich in dieser Gruppe verhältnismäßig leicht und schnell zu selbständigen Arten entwickeln. Die größte Zahl der Arten ist in der Alten Welt verbreitet. Verhältnismäßig wenige Arten sind holarktisch und verhältnismäßig wenige Arten sind nach Südamerika vorgedrungen. Dies und das Fehlen der Gattung in Neuseeland spricht vielleicht dafür, daß die *Lispe*-Gruppe keine sehr alte, wenn auch nicht eine ganz junge, Teilgruppe der Limnophorinae ist.

Von großer Bedeutung für die Bestimmung des Alters der Gruppe, aber auch für die Klärung ihrer systematischen Stellung, wäre die Beantwortung der Frage, ob etwa die Gattung *Exsul* (siehe S. 59) aus Neuseeland (und eventuell auch die Gattung *Lispoides*) engere Verwandtschaftsbeziehungen zu ihr hat.

Ähnlich wie *Limnophora* in der *Limnophora*-Gruppe ist auch die „Gattung" *Lispe* über das ganze Gebiet der *Lispe*-Gruppe verbreitet. Die übrigen sonst noch unterschiedenen „Gattungen" sind lokal verbreitete, durch relativ auffällige Besonderheiten (Autapomorphien) ausgezeichnete artenarme Artenkomplexe. Das gilt auch für *Lispacoenosia* (mit nackter Pteropleura; untersucht wurde *Lispacoenosia fulvitarsus* Snyder im British Museum). Sie hat keine Verwandtschaftsbeziehungen (Snyder 1949 schreibt „affinities") zu den Coenosiinae, wie der Name andeutet, sondern gehört tatsächlich in die *Lispe*-Gruppe. Es ist anzunehmen, daß alle diese Splittergattungen mit verschiedenen Artengruppen von *Lispe* näher verwandt sind, so daß, wenn man diese kleinen Gruppen als besondere „Gattungen" neben die „Gattung" *Lispe* stellt, diese zu einer paraphyletischen Gruppe wird.

2. Unterfamilie Coenosiinae

Bei den Coenosiinae liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei den Limnophorinae: Die weitaus größte Zahl der Arten bildet eine zweifellos monophyletische Gruppe. Aber es gibt einige (verhältnismäßig wenige) Arten, bei denen die meisten abgeleiteten Merkmale dieser Gruppe noch nicht vorhanden sind. Mit Rücksicht auf diese Arten können bisher nur 2 apomorphe Grundplanmerkmale zur Begründung der Monophylie der Coenosiinae angegeben werden:

1. die Anordnung der Sternopleuralborsten in einem gleichschenkeligen Dreieck;
2. die Übertragung der weiblichen Stirnbildung auf die Männchen.

Beides sind recht triviale Merkmale, die selbst in ihrer Kombination auch bei anderen Muscidae (*Lispe pygmaea* Fall., „*Enoplopteryx*-Gruppe" der Gattung *Helina*) und selbst bei den Anthomyiidae (*Chelisia*) vorkommen. Aber diese Gruppen haben mit den Coenosiinae sicher nichts zu tun, obwohl von manchen älteren Autoren Verwandtschaftsbeziehungen angenommen worden sind.

Die Übertragung der weiblichen Stirnbildung auf die Männchen ist bei den Arten der Gattung *Pseudocoenosia* (5 Arten) noch unvollkommen. Hier ist die Stirn der Männchen noch deutlich schmäler als die der Weibchen. Bei den Arten *Ps. solitaria* Zett. und *Ps. abnormis* Stein haben die Männchen nur 1 ors, während bei den Weibchen die ursprüngliche, dem Grundplan der Gruppe C. 2 entsprechende Zahl von 2 ors vorhanden ist. Bei *Ps. uralica* Stein haben die Männchen keine ors. HUCKETT hat diese Art zur Gattung *Spilogona* (Limnophorinae) gestellt. Aber im Bau des Hypopygiums stimmen die 3 genannten *Pseudocoenosia*-Arten (die beiden in der Nearktis endemischen Arten sind mir unbekannt) gut überein. Sie zeigen sogar die Verlängerung des Hypopygiums quer zur Längsachse des Abdomens, die für die abgeleiteteren Coenosiinae so charakteristisch ist, deutlicher als andere ursprüngliche Gattungen der Coenosiinae. Da die Arten der Gattung *Pseudocoenosia* sich von allen anderen Gattungen der Coenosiinae durch die verhältnismäßig schmale Stirn unterscheiden, habe ich die Frage aufgeworfen, ob hier nicht eine Rückentwicklung in Richtung auf sekundär holoptische Kopfbildung bei den Männchen stattgefunden haben könnte. *Ps. uralica* wäre dann als Endglied dieser Kette zu deuten, bei dem die ors der Männchen sekundär verlorengegangen ist. Aber die Frage ist ungeklärt.

Auf jeden Fall weisen die Gattung *Pseudocoenosia* und andere ursprüngliche Gattungen die Richtung, in der die Schwestergruppe der Coenosiinae zu suchen sein wird.

Falls es nicht die Limnophorinae in ihrer Gesamtheit sind (mit Einschluß aller Arten, die heute in die Gattung *Spilogona* gestellt werden), dann könnten nur einige „*Spilogona*"-Arten mit ursprünglichem Legrohr (vollständig erhaltenen Tergiten und Sterniten, ursprünglicher, nicht gestauchter und nicht mit Dörnchen bewehrter Postgenitalplatte) in Frage kommen. Vielleicht sollte man sogar in erster Linie an diejenigen „*Spilogona*"-Arten denken, bei denen die Männchen sich in der Stirnbildung nicht von den Weibchen unterscheiden *(„Spilogonoides")* oder jedenfalls doch an die weitere Artengruppe der Gattung *Spilogona,* zu der diese gehören.

Da die Verwandtschaftsbeziehungen der ursprünglichsten Gattungen der Coenosiinae bisher nicht geklärt sind, ist auch eine endgültige Gliederung dieser „Unterfamilie" nach der phylogenetischen Verwandtschaft bisher nicht möglich. Wir müssen ähnlich wie bei den Limnophorinae („neuseeländische Artengruppe" und „Gattung *Spilogona*") und wie bei den Muscinae („Tribus Hydrotaeini") einige Gattungen vorläufig in einer Gruppe zusammenfassen („*Pseudocoenosia*-Gruppe"), die sich als monophyletische Gruppe nicht begründen läßt, weil die Übereinstimmung der in ihr vereinigten Gattungen auf Symplesiomorphie beruht.

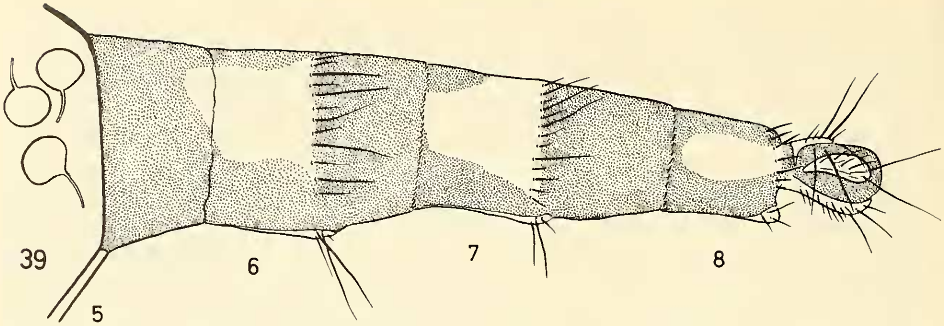
a) *Pseudocoenosia*-Gruppe (paraphyletisch?)

Hier werden mit der oben angegebenen Begründung vorläufig die Gattungen *Pseudocoenosia* (2 holarktische Arten, 2 Arten endemisch in Nordamerika, 1 Art endemisch in Europa; siehe dazu die Bemerkungen oben), *Aphanoneura* (1 Art in Innerasien), *Pentacricia* (1 Art in Nordamerika), *Phyllogaster* (=*Tetramerinx*, =*Tetrachaeta;* 10 Arten, 1 davon in Südamerika, 1 in Mittel-, die anderen in Nordamerika; siehe dazu HUCKETT 1963), *Limnospila* (1 holarktische Art) zusammengefaßt.

Die Gattung *Limnospila* stimmt mit der *Coenosia*-Gruppe darin überein, daß in beiden Geschlechtern nur 1 ors vorhanden ist. Ob man darin Synapomorphie, die auf nähere Verwandtschaft hinweist, oder Konvergenz zu sehen hat, läßt sich bisher nicht entscheiden.

Es ist interessant, daß alle diese relativ ursprünglichen Coenosiinae ausschließlich auf den Nordkontinenten verbreitet sind. Nur die (ebenfalls vorwiegend nördliche) Gattung *Phyllogaster* ist mit 2 Arten (nur 1 davon endemisch) auch in Südamerika verbreitet. In Neuseeland sind die Coenosiinae überhaupt nicht mit Sicherheit nachgewiesen (siehe darüber S. 66). Daraus darf man wohl schließen, daß sie auf den Nordkontinenten entstanden sind.

39



40

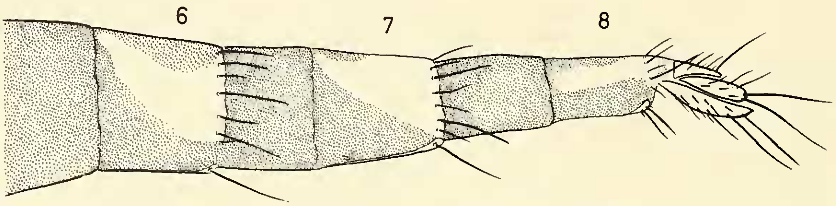


Abb. 39 und 40. Legrohr des Weibchens von *Pseudocoenosia solitaria* Zett. (39) und *Limnospila albifrons* Zett. (40).

b) Coenosiinae s. str. (Tribus Coenosiini)

Im Gegensatz zu der *Pseudocoenosia*-Gruppe sind die Coenosiini mit großer Wahrscheinlichkeit als monophyletische Gruppe anzusehen. Als apomorphes Grundplanmerkmal kann allerdings nur der Besitz von nur 1 ors in beiden Geschlechtern angegeben werden, und dieses Merkmal kommt auch bei *Limnospila* vor, so daß die Umgrenzung der Gruppe also hinsichtlich dieser Gattung unsicher ist. Im übrigen sind alle Arten der Coenosiini einander auch im Habitus so ähnlich (während *Limnospila* und andere Arten der *Pseudocoenosia*-Gruppe habituell noch sehr den Limnophorinae gleichen), daß wohl an der Monophylie der Gruppe nicht zu zweifeln ist.

Anscheinend kann man innerhalb der Gesamtgruppe ein Schwestergruppenverhältnis zwischen der *Lispocephala*- und der *Coenosia*-Gruppe annehmen.

b 1) *Lispocephala*-Gruppe

Die Arten dieser Gruppe (soweit bisher untersucht) sind in einigen Merkmalen ursprünglicher als die der *Coenosia*-Gruppe:

Tergite und Sternite des weiblichen Legrohres sind in ursprünglicher Ausdehnung vorhanden (Textfig. 169—170).

Mesonotum mit 2 dc vor der Quernaht.

Hinterschiene zum Teil noch mit 2 ad.

Durch eine Reihe abgeleiteter Grundplanmerkmale ist aber die Monophylie dieser Gruppe gut begründet:

1. Endtergit des weiblichen Legrohres fehlt (Textfig. 169—171).
2. Segmente 7 und 8 des weiblichen Legrohres miteinander verschmolzen (Textfig. 169—171).
   Diese Verschmelzung ist wahrscheinlich Ausdruck einer Verkürzung des Legrohres gegenüber dem Grundplan und Folge einer Änderung im Modus der Eiablage.
3. Rückbildung der Praegonite und andere Veränderungen im männlichen Hypopygium (Textfig. 172).

Zu den beiden zuletzt genannten Merkmalen sind einige Bemerkungen nötig. „Bei *Lispocephala* ist das Hypandrium (9. Sternit) in Richtung der Längsachse des Abdomens stark verlängert, im ganzen vergrößert und mit seinen Anhängen fast monströs entwickelt. Das gilt unter anderem auch für das Phallapodem [„Samenspritze (Phallapodem)" l. c. p. 466 oben ist falsch!]. Auch das Epandrium mit seinen Anhängen hat, allerdings schwer zu beschreibende, Eigentümlichkeiten. Die Surstyli erscheinen etwas nach hinten verschoben und gegen den Mesolobus gedrückt und sind oft stark beborstet. Bei *Orchisia* und *Spanochaeta* sind diese Besonderheiten nicht ganz so ausgeprägt, doch ist auch bei diesen beiden Gattungen die Übereinstimmung mit dem Hypopygium von *Lispocephala* deutlich" (Hennig 1955—1964, p. 465—466). Man könnte hinzufügen, daß anscheinend auch die praegenitalen Tergite (das 8.?) des männlichen Postabdomens sekundär stark verbreitert sind. Es dürfte kaum zu bezweifeln sein, daß diese Eigentümlichkeiten des männlichen Kopulationsapparates mit den Eigentümlichkeiten des weiblichen Legrohres (siehe oben Merkmal 2) etwas zu tun haben. Eine Untersuchung der funktionellen Beziehungen fehlt aber noch.

Der Besitz von 2 reklinaten Frontorbitalborsten scheint auf den ersten Blick ein ursprüngliches Merkmal zu sein. Deutet man beide nach dem Augenschein als ors, dann würde die *Lispocephala*-Gruppe also im Besitz von noch 2 ors in beiden Geschlechtern mit den ursprünglichen Arten der *Pseudocoenosia*-Gruppe übereinstimmen. Die kräftige Ausbildung besonders der vorderen Borste und ihre weit nach vorn gerückte Stellung wäre dann trotzdem als abgeleitetes Grundplanmerkmal der *Lispocephala*-Gruppe zu deuten, denn eine derartige Ausbildung der beiden reklinaten ors kommt nicht einmal bei den ursprünglichsten Formen der Mydaeinae vor.

Ich halte es aber für sehr viel wahrscheinlicher, daß die vordere der beiden in Frage stehenden Borsten als oberste ori zu deuten ist, die statt nach innen nach oben gebogen ist. Die gemeinsamen Vorfahren der *Lispocephala*- und der *Coenosia*-Gruppe hätten dann nur eine, die obere reklinate ors besessen. An die Stelle der verlorengegangenen vorderen reklinaten ors wäre dann die oberste ori getreten.

In Anbetracht der übrigen abgeleiteten Merkmale der *Lispocephala*-Gruppe würde sich aber nichts ändern, wenn diese Deutung falsch sein und hier wirklich die oberste reklinate ors erhalten sein sollte. Es wäre dann aber schwer, innerhalb der Coenosiini eine nähere Verwandtschaft der *Lispocephala*- und der *Coenosia*-Gruppe zu begründen.

Zur *Lispocephala*-Gruppe gehören die Gattungen *Lispocephala, Cephalispa, Parvisquama, Pectiniseta, Pygophora, Spanochaeta, Orchisia, Amicitia* und *Brevicosta*. Die ursprünglichsten Merkmale sind bei der Gattung *Lispocephala* vorhanden. Diese Gattung ist auch als einzige in dem gesamten Gebiete vertreten, in dem überhaupt Arten der *Lispocephala*-Gruppe vorkommen. Sie allein kommt mit 2 (holarktischen) Arten in Nordamerika vor. Es besteht daher der Verdacht, daß *Lispocephala* eine auf Symplesiomorphie begründete paraphyletische Gruppe ist und daß die anderen, durch abgeleitete Merkmale ausgezeichneten Gattungen mit einzelnen Teilgruppen von *Lispocephala* näher verwandt sind: *Cephalispa* und *Parvisquama* (einzelne orientalische Arten), *Pygophora* (35 paläotropische Arten nach Crosskey 1962), *Pectiniseta* (4 Arten in den paläotropischen Regionen und auf den pazifischen Inseln), *Amicitia* (4 aethiopische Arten), *Brevicosta* (1 aethiopische Art), *Orchisia* (1 in der südlichen Paläarktis und über die paläotropischen Regionen verbreitete Art), *Spanochaeta* (1 europäische Art, die bis nach Ostafrika vordringt).

Besonders interessant ist die Frage, ob die aus Südbrasilien beschriebene Gattung *Levallonia* (1 Art) zur *Lispocephala*-Gruppe gehört oder nicht; denn abgesehen von 2 holarktischen Arten fehlt diese sonst in der Neuen Welt ganz. *Levallonia* hat nach Albuquerque 2 reklinate „ors". Das könnte für die Zugehörigkeit zur *Lispocephala*-Gruppe sprechen. Verdächtig ist aber, daß *Levallonia* nur 1 dc vor der Quernaht besitzt wie die Arten der *Coenosia*-Gruppe. Es könnte also sein, daß *Levallonia* zu dieser

Gruppe gehört und daß sich durch Konvergenz auch bei ihr die oberste der ori nach oben gebogen hat. Die Kenntnis des männlichen Kopulationsapparates und des weiblichen Legrohres würde diese Frage ohne weiteres zu entscheiden gestatten.

b2) *Coenosia*-Gruppe

Wenn die vordere reklinate ors bei der *Lispocephala*-Gruppe keine ors, sondern, wie ich annehme, eine ori ist, die ihre Richtung verändert hat, dann kann das diagnostische Merkmal der *Coenosia*-Gruppe (Vorhandensein von nur 1 ors) nicht zur Begründung der Monophylie dieser Gruppe herangezogen werden. Es wäre dann, bezogen auf den Grundplan der Coenosiinae s. str., ein plesiomorphes Merkmal.

Als einziges apomorphes Merkmal der *Coenosia*-Gruppe kann die starke Verlängerung des weiblichen Legrohres angegeben werden (Textfig. 168). Damit steht die Reduktion der Tergite zu paarigen, stabartigen Seitenplatten in Zusammenhang. Herting (1957) hat auf Grund dieser Merkmale das Legrohr von *Coenosia, Allognota, Schoenomyza* und *Dexiopsis* dem *Phaonia*-Typ zugerechnet. Die Übereinstimmung beruht aber zweifellos auf Konvergenz. Das ergibt sich u. a. daraus, daß die *Coenosia*-Gruppe die für die ganze Gruppe D. 2 charakteristische Verkürzung der Cerci trotz der Verlängerung des Legrohres beibehalten hat.

Mit der Verlängerung des Legrohres gehen übrigens charakteristische Veränderungen im Bau des männlichen Kopulationsapparates parallel: Das Hypandrium ist bei manchen Arten geradezu monströs quer zur Längsachse des Abdomens verlängert. Der Aedeagus sitzt als kleines Anhängsel diesem Hypandrium, das zu einer engen Röhre geworden ist, auf. Auch Surstyli und Cerci sind meist mehr oder weniger stark verlängert (Tafelfig. 520). Diese Eigentümlichkeiten kommen aber nicht bei allen *Coenosia*-Arten vor. Bei manchen unterscheidet sich das Hypandrium kaum von dem von *Limnospila* und gewissen Limnophorini. Übrigens ist das weibliche Legrohr bisher nur von verschwindend wenigen Formen untersucht. Es ist möglich, daß es auch in der *Coenosia*-Gruppe Arten gibt, bei denen die Tergite noch nicht so stark reduziert sind wie z. B. bei *C. tigrina*. Der Beginn ihrer Reduktion läßt sich schon bei *Limnospila* erkennen, die Herting ebenfalls zum „*Phaonia*-Typ" zurechnet (Abb. 40). Da die Gattung auch im Besitze von nur 1 ors in beiden Geschlechtern mit der *Coenosia*-Gruppe übereinstimmt, ist es möglich, daß sie mit dieser näher verwandt ist als andere Gattungen der *Pseudocoenosia*-Gruppe. Auch die Frage, ob irgendeine Beziehung zwischen verschiedenen Umbildungs-(Verlängerungs-)Stufen des männlichen Kopulationsapparates (Mesolobus und Surstyli) und verschiedenen Ausbildungsformen des weiblichen Legrohres bestehen, kann zur Zeit noch nicht beantwortet werden.

Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *Coenosia*-Gruppe sind noch ganz undurchsichtig. Die meisten Arten werden heute in die Gattung *Coenosia* gestellt. Neben einigen weit verbreiteten Arten besitzt diese Gattung endemische Arten in allen tiergeographischen Regionen, besonders zahlreich in der paläarktischen, nearktischen und aethiopischen, aber auch in der neotropischen, orientalischen und papuanischen Region. Die von älteren Autoren aus Neuseeland beschriebenen Arten dürften überhaupt nicht zu den Coenosiinae gehören. Für „*Coenosia*" *fumipennis* Lamb und „*Coenosia*" *purgatoria* Hutton habe ich schon oben (S. 56) meine Vermutung geäußert, daß sie zur Gattung *Paralimnophora* gehören. Bei „*Coenosia*" *filipennis* Lamb hat das Männchen zwar eine breite Stirn mit nur 1 ors, wie bei *Coenosia*, aber es sind vor der Quernaht 2 dc vorhanden. Die untere Sternopleuralborste fehlt. Die Hinterschiene hat 3 Posterodorsalborsten wie bei *Exsul* (siehe S. 59). Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch *filipennis* dieser Gattung nahesteht. Jedenfalls sind von Neuseeland und den benachbarten antarktischen Inseln bisher keine Coenosiinae mit Sicherheit nachgewiesen.

Auch die von älteren Autoren aus der orientalischen und papuanischen Region beschriebenen Arten dürften zum Teil in andere Gruppen, z. B. *Lispocephala*, gehören.

Die „Gattung" *Coenosia* ist wahrscheinlich ähnlich zu beurteilen wie z. B. *Lispocephala, Spilogona, Lispe, Fannia* usw. im Rahmen ihrer Verwandtschaftsgruppen: Die Arten mit den ursprünglichsten Merkmalen sind in ihr vereinigt, während die anderen Gattungen zwar an sich monophyletische Gruppen, im übrigen aber mit verschiedenen Artengruppen von „*Coenosia*" näher verwandt sind. „*Coenosia*" ist also wahrscheinlich eine auf Symplesiomorphie begründete paraphyletische Gruppe. Als besondere „Gattungen" werden neben sie gestellt: in der paläarktischen Region *Dexiopsis* (5 Arten) und *Allognota* (2 Arten); in der aethiopischen Region *Anaphalantus* (1 Art),

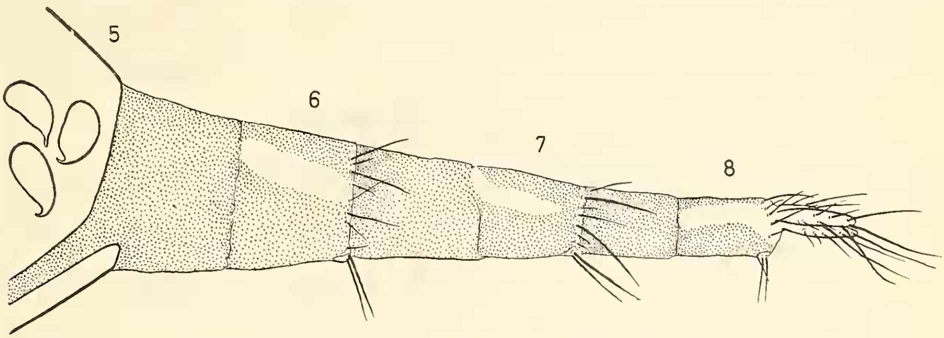


Abb. 41. Legrohr des Weibchens von *Apsil apicata* Malloch.

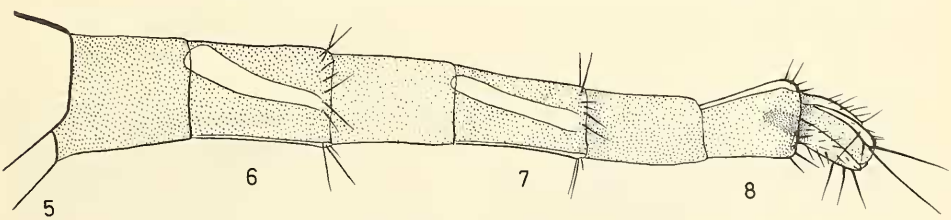


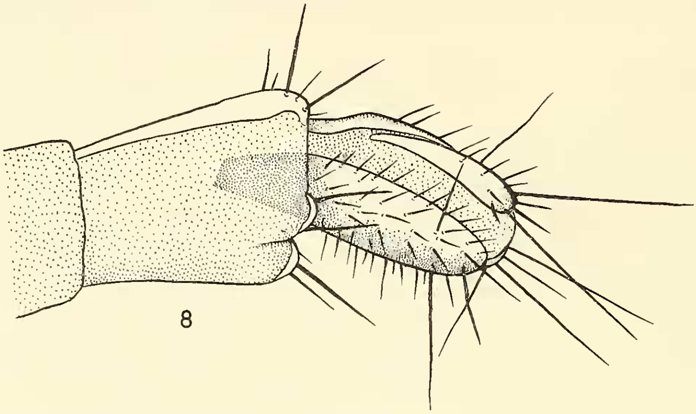
Abb. 42. Legrohr des Weibchens von *Drepanocnemis hirticeps* Stein.

Microcalyptra (2 Arten), *Andersonosia* (= *Andersonia;* 2 Arten), *Tenuicosta* (1 Art, Madagaskar); in der holarktischen Region *Macrorchis* (4 nearktische, 1 paläarktische Art) und in Nearktis *Xenocoenosia, Stomopogon* und *Macrocoenosia,* die aber schon von Séguy (1937) als Synonyma zu *Coenosia* gestellt wurden.

Von besonderer Bedeutung, aber auch besonders undurchsichtig sind die Verhältnisse in der neotropischen Region. Von dort sind neben zahlreichen „*Coenosia*"-Arten eine ganze Anzahl „monotypische" oder nur wenige Arten umfassende Gattungen beschrieben worden (Malloch 1934, Albuquerque 1954—1958): *Noelia* (1 Art), *Paradexiopsis* (1 Art), *Haroldopsis* (1 Art), *Cholomyioides* (1 Art), *Plumispina* (1 Art), *Pilispina* (1 Art), *Levallonia* (1 Art; siehe dazu oben bei der *Lispocephala*-Gruppe), *Cordiluroides* (3 Arten), *Rhabdotoptera* (1 Art), *Oxytonocera* (1 Art), *Reynoldsia* (8 Arten in Süd-Chile), *Raymondomyia* (1 Art) und *Apsil* (8 Arten in Patagonien - Süd-Chile). Über *Apsil* macht Malloch (1934), obwohl er sie zu den Coenosiinae stellt, die etwas rätselhafte Bemerkung: „although superficially resembling *Lispa,* this genus is more closely related to *Limnophora* and closely related genera". Das Legrohr (Abb. 41), dessen Untersuchung mir Mr. A. C. Pont ermöglichte, zeigt ebenso wie die übrigen Merkmale, daß die Gattung ohne Zweifel zu den Coenosiinae gehört.

Die Stellung der Gattung *Drepanocnemis* (3 neotropische Arten) wird von Séguy (1937) als unsicher bezeichnet. Das Legrohr von *Dr. hirticeps* Stein (Abb. 42, 43), dessen Untersuchung mir Herr Dr. Hertel, Dresden, ermöglichte, spricht entschieden

für die Zugehörigkeit der Gattung zu den Coenosiini. Damit stimmen auch der schmale, schwarz glänzende Rüssel mit den kleinen Labellen und starken Praestomalzähnen sowie vor allem die Beborstung des Kopfes, des Thorax und der Beine überein. Abweichend ist nur das Vorhandensein einer Praealarborste (pra). Da diese Borste allen übrigen Coenosiinae und Limnophorinae fehlt, kann man wohl nur annehmen, daß sie bei *Drepanocnemis* sekundär wieder aufgetreten ist oder daß ein verlängertes Haar der Grundbehaarung des Thorax an ihre Stelle getreten ist.



8

Abb. 43. Legrohrende des Weibchens von *Drepanocnemis hirticeps* Stein (schräg von der Seite und von ventral gesehen).

Es wäre wichtig, zu wissen, ob die genannten neotropischen Gattungen zusammen eine monophyletische Gruppe bilden und ob diese nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu neotropischen „*Coenosia*"-Arten hat bzw. welches denn überhaupt ihre Schwestergruppe ist. Falls sie keine monophyletische Gruppe bilden, möchte man wissen, ob es für einzelne der genannten Gruppen oder für einzelne Gattungsgruppen mehrere Schwestergruppen inner- oder außerhalb der neotropischen Region gibt. Ohne mühsame und langwierige Spezialuntersuchungen können diese Fragen nicht geklärt werden.

Die Gattung *Bithoracochaeta* ist mit mehreren Arten (siehe Malloch 1934; Albuquerque 1956) ebenfalls in der neotropischen Region verbreitet, dringt aber von da bis in die südlichen Vereinigten Staaten vor. Auch ihre genauen Verwandtschaftsbeziehungen sind unbekannt.

Neodexiopsis (Syn. *Austrocoenosia* Malloch) ist ausschließlich in der Neuen Welt verbreitet und besitzt hier eine ganze Anzahl endemischer Arten sowohl in Nord- wie in Südamerika (siehe Snyder 1957). Die südamerikanischen Arten bilden also offenbar eine Verwandtschaftsgruppe, die keine Beziehungen zu anderen neotropischen Coenosiini hat, sondern unabhängig von diesen aus dem Norden nach Südamerika gekommen sein muß.

Vielleicht eine eigene Verwandtschaftsgruppe bilden die Gattungen *Angolia*[15] (3 Arten in Patagonien - Süd-Chile), *Spathipheromyia* (6 Arten in Patagonien - Süd-Chile), *Notoschoenomyza* (mehrere Arten in Patagonien - Süd-Chile), *Schoenomyzina* (4 Arten in Patagonien - Süd-Chile) und *Schoenomyza* (eine größere Anzahl von Arten in Patagonien - Süd-Chile und in den peruanisch-bolivianischen Anden, 3 endemische Arten in Nordamerika, 1 holarktische Art). Die Gruppe ist am arten- und formenreichsten in Südamerika (Neonotis) vertreten. Aber die auch auf den Nordkontinenten verbreitete Gattung *Schoenomyza* scheint die Arten mit den ursprünglichsten Merk-

[15] *Angolia* Malloch 1934 ist präokkupiert durch *Angolia* Obenberger 1920 (Coleoptera).

malen zu umfassen. Daher dürften wohl die Splittergattungen mit den neotropischen *Schoenomyza*-Arten am nächsten verwandt sein und keine eigenen Beziehungen zu den Nordkontinenten haben. Es wäre interessant, die Frage zu prüfen, ob die 3 nearktischen *Schoenomyza*-Arten die ursprünglichsten der ganzen Gruppe sind. Die holarktische *Schoenomyza litorella* scheint in ihrem ausgeprägten Sexualdimorphismus besonders abgeleitet zu sein.

Für die Beziehungen der neotropischen Coenosiini steht jedenfalls soviel fest, daß sie keine einheitliche Verwandtschaftsgruppe bilden, sondern daß mehrere neotropische Arten- (bzw. „Gattungs"-) Gruppen unabhängige Beziehungen zu den Nordkontinenten haben. Wie viele das sind und zu welchen Nordgruppen die Beziehungen im einzelnen bestehen, das ist heute noch ebenso weitgehend unbekannt wie die Zeit der Einwanderung nach Südamerika.

C. 3 Unterfamilie Cyrtoneurininae

Es scheint, daß die amerikanischen (vorwiegend neotropischen) Muscidae, die SNYDER (1954) unter dem Namen Cyrtoneurinini (eigentlich nennt er sie nicht ganz korrekt „Cyrtoneurini") zusammenfaßt, eine monophyletische Gruppe bilden.

Die meisten Gattungen dieser Gruppe sind dadurch ausgezeichnet, daß sie
behaarte Pteropleuren besitzen und daß ihnen
die proklinate Frontorbitalborste der weiblichen Stirn (Abb. 45) und
eine dem Calcar (Phaoniinae, Muscinae) homologe Posterodorsalborste der Hinterschienen fehlt (siehe dazu aber unten).

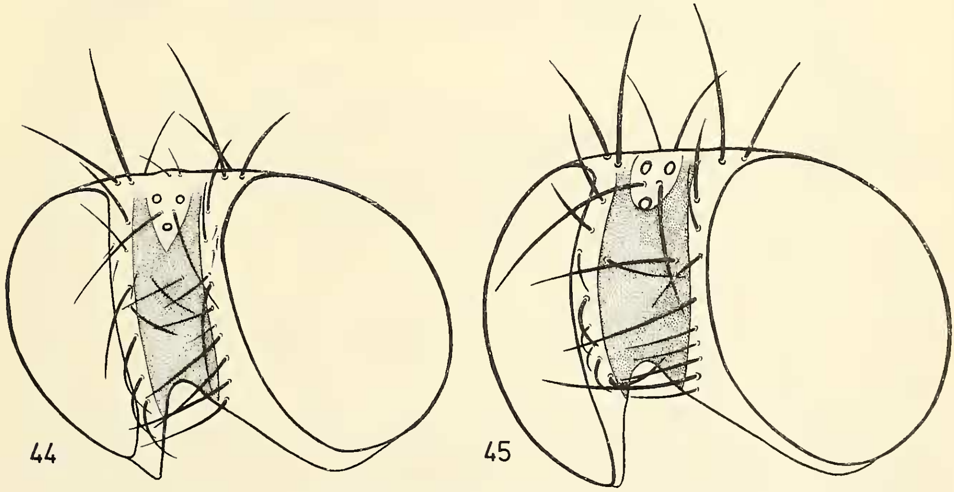


Abb. 44 und 45. Stirn des Weibchens von *Polietina flavithorax* Stein (44) und *Cyrtoneurina ? praenubila* Stein (45).

Sie besitzen aber nach SNYDER (1954) eine submediane Posterodorsalborste auf den Hinterschienen, die nach der Ansicht dieses Autors „is not homologous to the Calcar in *Phaonia* and allies" (siehe aber unten).

Die behaarten Pteropleuren, das Fehlen der proklinaten Frontorbitalborste und (vielleicht) des Calcar teilen die meisten Cyrtoneurininae mit der paläotropischen *Dichaetomyia*-Gruppe (Phaoniinae, siehe S. 46). SNYDER weist auf diese Übereinstimmung ausdrücklich hin. Sie wirkt noch auffälliger dadurch, daß bei manchen Arten auch am Unterrande des Metathorakalstigmas ähnliche Börstchen vorhanden sind wie bei *Dichaetomyia*.

Im Bau des Legrohres stimmen die meisten Cyrtoneurininae eher mit den Mydaeinae überein: Die Cerci sind nur auf der Außenseite chitinisiert und beborstet, und die Derivate des 8. Sternites sind nicht auf 2 kleine Hinterrandsklerite reduziert, sondern erstrecken sich als längliche Gebilde über die ganze Länge des 8. Segmentes (Abb. 48 bis 50). Diese Kombination von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen ist bisher nur von den Mydaeinae bekannt.

Die dadurch gegebene Möglichkeit, in den Mydaeinae die Schwestergruppe der Cyrtoneurininae zu sehen, wird aber durch die Gattung *Polietina* stark in Frage gestellt. *Polietina* wird von SNYDER nicht unter den Cyrtoneurininae genannt. Sie hat (im weiblichen Geschlecht) eine lange und kräftige proklinate Frontorbitalborste (Abb. 44) und (in beiden Geschlechtern) einen langen und kräftigen „Calcar" an den Hinterschienen. Diese (ursprünglichen!) Merkmale kommen sonst nur noch bei ursprünglichen Gattungen der Muscinae vor, auf die auch der Gattungsname *(Polietina — Polietes)* hinweist. Ursprünglicher als alle anderen mir bekannten Cyrtoneurininae ist *Polietina*

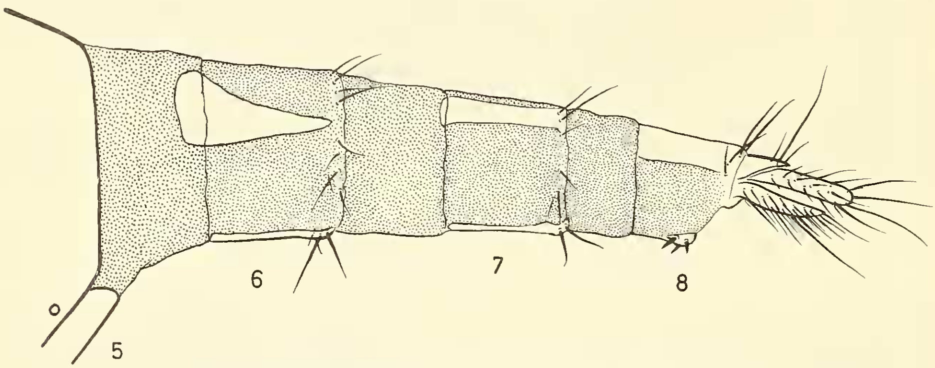


Abb. 46. Legrohr des Weibchens von *Polietina flavithorax* Stein.

auch in der Ausbildung der Cerci: Sie sind als freie, zylindrische, rundherum sklerotisierte und beborstete Gebilde entwickelt (Abb. 47). Auch in diesem (ursprünglichen) Merkmal stimmt *Polietina* (ich konnte *P. flavithorax* Stein untersuchen) mit den Muscinae überein. Abgeleitete Merkmale von *Polietina* sind dagegen die starke Verlängerung des Legrohres und die Reduktion der Tergite zu schmalen paarigen Seitenstäben. Auch darin stimmt die Gattung mit den Muscinae überein. Abweichend von dieser Gruppe aber ist die Reduktion der Sternit-Derivate des 8. Abdominalsegmentes auf 2 kleine Hinterrandsklerite. Dieses Merkmal allein beweist, daß *Polietina* bei der Verlängerung des Legrohres einen anderen Weg gegangen ist als die Muscinae (siehe S. 23) und daß die Übereinstimmungen, die in einigen abgeleiteten Merkmalen zwischen *Polietina* und den Muscinae bestehen, als Konvergenzen, nicht als Synapomorphien, gedeutet werden müssen.

Für die nahe Verwandtschaft von *Polietina* mit den im gleichen Verbreitungsgebiet vorkommenden übrigen Cyrtoneurininae sprechen auch (abgesehen von der übereinstimmend behaarten Pteropleura) auffällige Übereinstimmungen in der Beborstung der r_1 und im Charakter der Flügelzeichnung. Außerdem steht die lange und kräftige Posterodorsalborste der Hinterschienen, die ich oben als „Calcar" bezeichnet habe, bei *Polietina (flavithorax* Stein) in submedianer Stellung wie die kurze und schwache Posterodorsalborste der übrigen Cyrtoneurininae. Ob diese Borste dem Calcar der Phaoniinae und Muscinae homolog ist oder nicht (SNYDER), mag dahingestellt bleiben. Ich halte es aber für wahrscheinlich, da die Borste offenbar zum Grundplan der

Gruppe A. 2 gehört und da die Stellung des „Calcar" auch bei den *Phaonia*-Arten wechselt und z. B. bei *Phaonia grandaeva* Zett. ebenfalls weit nach der Mitte der Schiene hin verschoben ist.

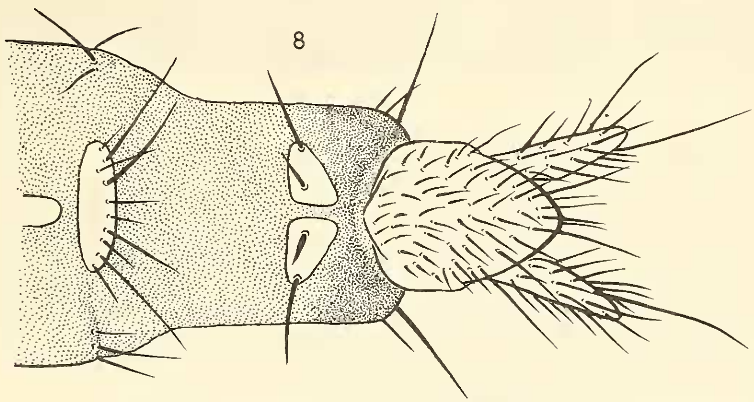


Abb. 47. Legrohrende (Ventralansicht) des Weibchens von *Polietina flavithorax* Stein.

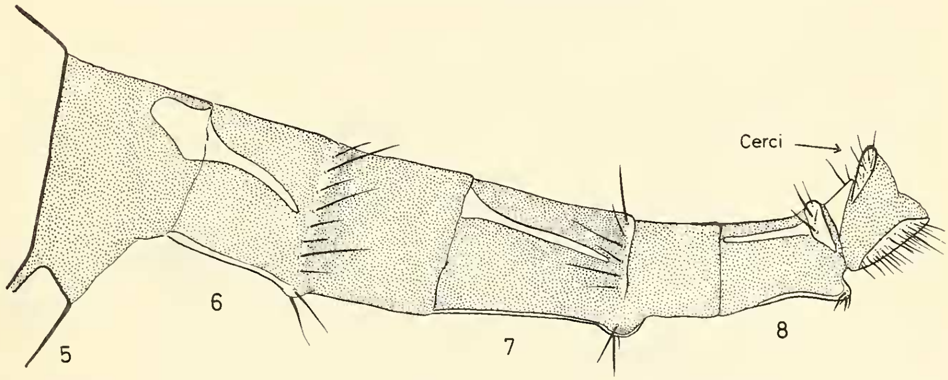


Abb. 48. Legrohr des Weibchens von *Neomusca* (= *Philornis)* spec.

Auf Grund all dieser Erwägungen möchte ich annehmen, daß die Cyrtoneurininae, mit Einschluß der Gattung *Polietina,* eine monophyletische Gruppe sind, die im Grundplan sehr ursprüngliche Merkmale besitzt (Sexualdimorphismus im Bau der Stirn, proklinate ors beim Weibchen, freie zylindrische, rundherum sklerotisierte und beborstete Cerci, dorsal geschlossene Tergite des Legrohres und längliche Derivate des 8. Sternites im Legrohr), die in ihrer Kombination nirgends, einzeln aber bei verschiedenen rezenten Gattungen der Gruppe erhalten sind. Ob auch die behaarte Pteropleura und die bei manchen Arten vorkommenden Börstchen am Innenrande der Hinterhüften sowie der „Calcar" zu diesen ursprünglichen Grundplanmerkmalen gehören, ist schwer zu entscheiden. Abgeleitete, nur für den Grundplan der Cyrtoneurininae charakteristische Merkmale lassen sich bisher nicht angeben. Auch das wenige, was über die Morphologie der Larven bekannt ist (*Neomusca, Charadrella, Polietina flavithorax),* liefert dafür keine Voraussetzungen. Das Cephalopharyngeal-Skelett entspricht mit seinen sichelförmigen Mundhaken und den akzessorischen Spangen dem Grundplan der Gruppe A. 2. Für die Monophylie der Gruppe spricht aber ihr geschlossenes neotropisches Verbreitungsgebiet.

Vom Grundplan aus ist es bei den Cyrtoneurininae in verschiedenen Teilgruppen zur Ausbildung abgeleiteter Merkmale gekommen, die, obwohl selbständig entstanden, manchmal ganz verblüffend den entsprechenden Merkmalsstufen gleichen, die für andere, vorwiegend altweltliche Teilgruppen der Muscidae charakteristisch sind: In der Reduktion der proklinaten ors (erhalten nur bei *Polietina*) gleichen die meisten Cyrtoneurininae der gesamten Gruppe C. 2 (Phaoniinae — Mydaeinae — Limnophorinae — Coenosiinae) und manchen Muscinae. Die Reduktion der Cerci im Legrohr (bei den

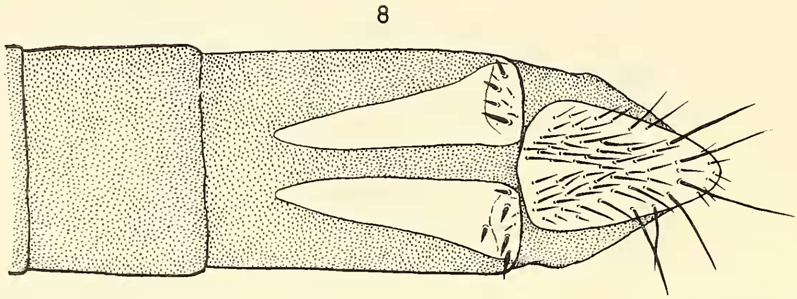


Abb. 49. Legrohrende (Ventralansicht) des Weibchens von *Neomusca* (= *Philornis*) spec.

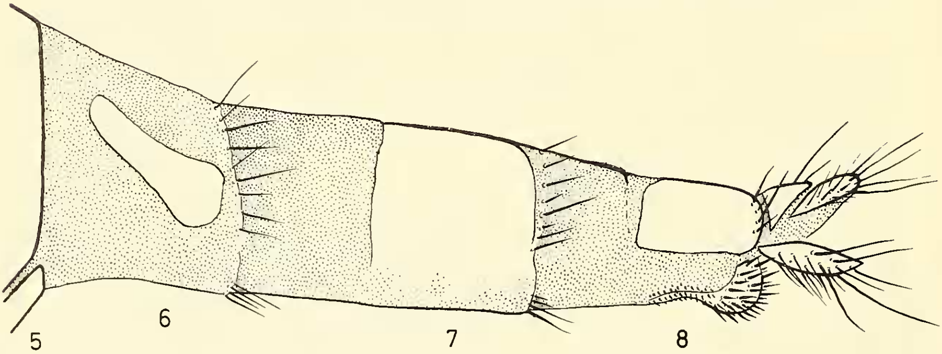


Abb. 50. Legrohr des Weibchens von *Neomuscina pictipennis* Big.

meisten Gattungen außer *Polietina*) gleicht derjenigen der Mydaeinae (Abb. 50). Ich habe aber auch bei *Cyrtoneurina* ? *conspersa* Stein Cerci gefunden, von denen wenigstens ein kurzer Endabschnitt frei und allseitig beborstet ist. Das spricht dafür, daß die Reduktion der Cerci bei den Cyrtoneurininae tatsächlich unabhängig von den Mydaeinae (bzw. der Gruppe D. 2) erfolgt ist. Bei einigen Arten (*Cyrtoneurina gemina* Wied. und *maculipennis* Walk., Abb. 52) hat die Postgenitalplatte des Legrohres eine Form, die sehr stark an die *Lispe*-Gruppe erinnert. Bei wieder anderen (*Polietina*) ist das ganze Legrohr verlängert. Die Tergite sind hier zu schmalen Seitenstäben und die Derivate des 8. Sternites zu kurzen Hinterrandskleriten reduziert wie bei vielen Phaoniinae (*Phaonia, Helina* u. a.), Coenosiinae und Limnophorinae. Abbildungen des Legrohres verschiedener Cyrtoneurininae finden sich bei Snyder (1954), der die Unterschiede teilweise auf die Legegewohnheiten (verkürztes Legrohr bei viviparen Formen) zurückführt und auf eine mir zur Zeit nicht zugängliche Arbeit von Curran (1934) über die Eiablagegewohnheiten hinweist. Es wäre eine überaus reizvolle Aufgabe, die Unterschiede im Bau des Legrohres der Cyrtoneurininae im Zusammenhang mit den Modi der Eiablage und mit der Lebensweise der Larven zu untersuchen und dabei die Parallelen aufzudecken, die darin ganz offenbar zu anderen, vorwiegend altweltlichen Teilgruppen der Muscidae bestehen.

Da die fast ausschließlich neotropischen (aber in Süd-Chile und Patagonien fehlenden) Cyrtoneurininae vielleicht diejenige Teilgruppe der Muscidae sind, deren Zugehörigkeit zu einer alten Faunenschicht Südamerikas (offenbar der spätkretazisch-frühtertiären Edentatenschicht) am sichersten begründet ist, wäre es ganz besonders wichtig, ihre Schwestergruppe zu kennen. Leider liefern die bisher untersuchten Merkmale dazu keine Voraussetzungen. Alles, was sich bis jetzt mit Sicherheit sagen läßt, ist, daß die Cyrtoneurininae in die Teilgruppe B. 2 der Muscidae gehören.

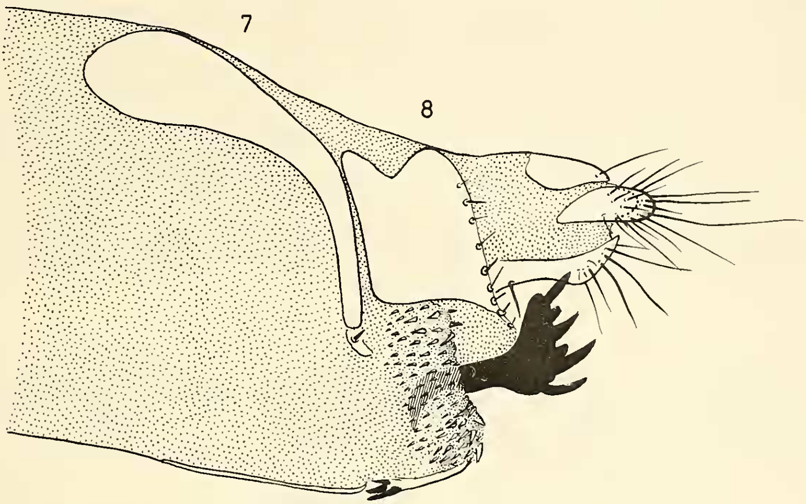


Abb. 51. Legrohrende des Weibchens von *Cyrtoneurina ? conspersa* Stein.

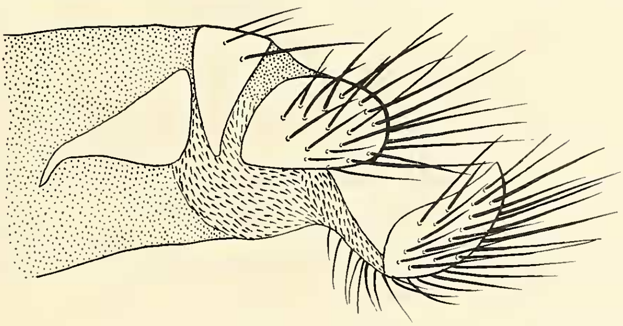


Abb. 52. Legrohrende des Weibchens von *Cyrtoneurina maculipennis* Walk.

Zu den Cyrtoneurininae gehören nach SNYDER (1954) die Gattungen:

Mulfordia (2 Arten in Peru)

Neurotrixa (= *Steinella;* 1 [?] Art in Südwestbrasilien; der Name *Steinella* MALLOCH 1921 ist präokkupiert durch *Steinella* Cépède 1910: Ciliata)

Xenothoracochaeta (= *Airalips;* 5 neotropische Arten: SNYDER 1949 unter *Airalips;* dieser Name Synonym zu *Xenothoracochaeta* nach SNYDER 1954 und SNYDER 1957)

Pseudoptilolepis (5 neotropische Arten: SNYDER 1949)

Chaetagenia (1 neotropische Art)

Hemichlora (1 zentralamerikanische Art; siehe SNYDER 1954, p. 423)

Neomuscina (= *Spilopteromyia;* 25 neotropische Arten, 1 davon bis in die südwestlichen Vereinigten Staaten vordringend. Über eine aus Accra, Westafrika, beschriebene Art, *N. transporta,* schreibt SNYDER 1949: „I suspect that this species was

taken from an aircraft which traveled from South America or was an importation via the same method." Revision aller bekannten Arten bei SNYDER 1949, mit Nachträgen bei SNYDER 1954)

Cyrtoneurina (= *Clinopera*, = *Cyrtoneuropsis*, = *Mallocharia*, = *Dyadimyia;* etwa 32 neotropische Arten). Typen von *Dyadimyia aurea* Séguy habe ich im Museum Paris gesehen und kann danach wenigstens bestätigen, daß die Art zu den Cyrtoneurininae gehört.

Außerdem gehören aber zu den Cyrtoneurininae meiner Ansicht nach auch die folgenden, von SNYDER nicht genannten Gattungen:

Polietina (= *Poecilophaonia*, = *Smithomyia*, = *Chaetypopleura*, = *Lasiomala;* 8 neotropische Arten. Revision: ALBUQUERQUE 1950. Über diese Gattung siehe oben S. 70)

Neomusca[16] (= *Philornis* Meinert 1890, präokkupiert durch *Philornis* Selys 1839: Aves; etwa 10 neotropische Arten, deren Status aber noch zum Teil unklar ist. Eine neuere Revision fehlt. Argentinische Arten: GARCIA 1952)

Charadrella (2 neotropische Arten). Bei *Charadrella malacophaga* Lopes haben die Männchen nach Exemplaren im British Museum eine von den Weibchen nicht verschiedene Stirnbildung mit 2 reklinaten ors

Arthurella (1 Art im nördlichen Chile; nach ALBUQUERQUE 1954 der Gattung *Neurotrixa* = *Steinella* nahestehend)

Hemixanthomyia (1 neotropische Art; nach der Behaarung der Pteropleuren vermute ich, daß die mir unbekannte Gattung ebenfalls zu den Cyrtoneurininae gehört. Nach ALBUQUERQUE soll sie der Gattung *Cariocamyia*, siehe S. 52, nahestehen, für die daher vielleicht dasselbe gilt?)

Chortinus (1 zentralamerikanische Art; mir unbekannt).

„Stechfliegengruppe"

Unter diesem Namen sind hier vorläufig die Stomoxyinae, Glossinidae, Hippoboscidae, Nycteribiidae und Streblidae zusammengefaßt. Die Frage, ob diese Gruppen zusammen eine monophyletische Einheit bilden, ist eines der schwierigsten Probleme in der Systematik der Muscidae. Sie reduziert sich allerdings wahrscheinlich auf die Frage, ob wir in den Glossinidae + Hippoboscidae + Nycteribiidae + Streblidae die Schwestergruppe der Stomoxyinae zu sehen haben; denn die Gründe für die Annahme, daß die Glossinidae und die sogenannten Pupipara zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, verdichten sich immer mehr.

Für die Annahme, daß die Stechfliegengruppe tatsächlich eine monophyletische Einheit bildet, könnten die folgenden Merkmale sprechen:

1. Der Stechrüssel

Der Rüssel der Nycteribiidae, Hippoboscidae und Glossinidae ist von JOBLING, neuerdings auch von GOUIN, der Rüssel mehrerer Stomoxyinae von CRAGG und neuerdings von GOUIN untersucht worden. Eine wirklich genaue Darstellung seiner Grundplanmerkmale, in denen er sich vom Rüssel der nächstverwandten, nicht-stechenden Formen unterscheidet, steht aber noch aus. Man müßte dazu vor allem den Rüssel von *Neivamyia* und der ursprünglichsten altweltlichen Stomoxyinae (*Rhinomusca*, *Stygeromyia* u. a.) genau kennen.

Bis jetzt scheint es, daß die wichtigen apomorphen Grundplanmerkmale in der Verkleinerung und Sklerotisierung der Labellen bestehen, die beim Stechen in die Wunde eingeführt werden. Nach PATTON (1933) haben demgegenüber auch die haematophagen *Musca*-Arten weiche Labellen, die nicht in die Wunde eingeführt werden. Nach GOUIN

[16] Das Legrohr von *Neomusca* (Abb. 48, 49) gleicht in der Ausbildung der Tergite und der Derivate des 8. Sternites außerordentlich demjenigen der *Muscina*-Gruppe (S. 31 und Abb. 10—15). Die Frage, ob *Neomusca* trotz der behaarten Pteropleura nicht vielleicht zu dieser Gruppe gehört, müßte noch sorgfältig geprüft werden.

(1949) zeichnen sich *Glossina* und die Pupiparen durch eine starke Verlängerung des 1. Abschnittes der Labellen aus. *Stomoxys* soll eine Zwischenstellung zwischen *Musca* und der Gruppe *Glossina* — Pupipara einnehmen. Im übrigen ist bei den Stechfliegen das ganze Haustellum stark sklerotisiert. Bei den Stomoxyinae und bei *Glossina* ist der Rüssel im Gegensatz zu dem der Pupipara nicht retraktil (Bequaert, p. 56). Das für die Calyptraten charakteristische „Hyoid" ist nach Bequaert (p. 29) unter den Pupiparen bei Hippoboscidae und Nycteribiidae vorhanden, soll aber (nach Jobling) bei den Streblidae fehlen. Nach Gouin hängt das damit zusammen, daß *Stomoxys* und die Pupipara ein „invaginables Rostrum haben, das zu Bewegungen mit großer Amplitude fähig ist". Auch hier wäre es wichtig, zu wissen, was als Grundplanmerkmal der Stechfliegen anzusehen ist.

Als abgeleitetes Grundplanmerkmal der „Stechfliegen" sind wahrscheinlich auch die verlängerten Palpen anzusehen. Sie sind bei ursprünglichen Stomoxyinae noch zylindrisch und rundherum beborstet, bei anderen aber innen borstenlos und konkav. Sie können dann als „Schutzorgan" dicht auf den Rüssel aufgelegt werden. Das gilt auch für *Glossina*. Wahrscheinlich besteht deren Übereinstimmung mit gewissen Stomoxyinae *(Siphona)* aber auf Konvergenz. Bei *Stomoxys* sind die Palpen sekundär verkürzt.

2. Epiphallus fehlt

Auf diese Übereinstimmung zwischen den Stomoxyinae und *Glossina* (sie gilt aber auch für die Pupipara) hat Patton (1932) aufmerksam gemacht. Der Epiphallus fehlt aber auch bei allen Fanniinae, bei der *Lispe*-Gruppe und bei manchen *Coenosia*-Arten. Das an sich zweifellos apomorphe Merkmal ist für sich genommen also keineswegs beweiskräftig.

3. Ausdehnung der ori bis zum Ozellenhöcker

Bei den Stomoxyinae sind keine kräftigen oberen Frontorbitalborsten vorhanden. Die ori erstrecken sich, am inneren Rande der Orbiten, etwa bis zur Höhe der Ozellen. Außen neben diesen ori stehen zwischen diesen und dem Augenrande mehrere nach vorn geneigte Borsten, von denen die vorderste am längsten und am kräftigsten ist. Nach oben ist keine scharfe Grenze gegenüber den kurzen Börstchen der Orbiten vorhanden. Ähnlich ist es bei *Glossina* und den Pupipara, aber auch bei *Musca* und einigen anderen Muscini. Während aber bei den Muscini infolge der lückenlosen morphologischen Übergangsreihe, die sie mit *Hydrotaea* und anderen ursprünglichen Muscinae verbindet, kein Zweifel darüber besteht, daß wenigstens die vordere nach vorn geneigte Borste eine echte proklinate ors ist, läßt sich das bei den Stechfliegen nicht so sicher sagen. Ich halte es für möglich, daß hier die nach vorn geneigten Borsten keine echten proklinaten ors, sondern verlängerte und verstärkte Randbörstchen der Orbiten sind. Die Entscheidung der Frage wäre für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Stechfliegen wichtig.

Bei anderen, an sich ebenfalls abgeleiteten Merkmalen ist es unsicher, inwieweit sie bereits von entfernteren Vorfahren übernommen wurden, die die Stechfliegen mit anderen, nicht-stechenden Muscidae gemein haben. Das gilt z. B. für die lange Behaarung der Fühlerborste. Übrigens ist diese bei den Pupipara sehr verschieden ausgebildet, fast nackt und am Ende manchmal spatelförmig verbreitert.

Ähnlich ist es mit der Behaarung der Pteropleura. Sie fehlt bei den Pupipara, dürfte hier aber ziemlich sicher verlorengegangen sein. Möglicherweise gehört auch der Besitz von nur 2 Spermatheken zum Grundplan der Stechfliegen. Allerdings habe ich einmal bei *Stomoxys calcitrans* eine winzig kleine 3. Spermatheka gefunden. 2 Spermatheken sind bei *Glossina*, den Nycteribiidae und Streblidae (nach Bequaert, p. 86) vorhanden. 3 Spermatheken sind unter den Hippoboscidae bei *Crataerina* und *Stenepteryx* (Bequaert, p. 82, nach Hardenberg) gefunden worden. Es ist allerdings die Frage, ob das wirklich ein ursprünglicher Zustand ist.

Wenn alle Stechfliegen zusammen wirklich eine monophyletische Gruppe bilden, dann dürfte die Annahme nicht zweifelhaft sein, daß zwischen den Stomoxyinae einerseits und den Glossinidae und Pupipara andererseits ein Schwestergruppenverhältnis besteht.

D. 4. Stomoxyinae

Soweit die Stomoxyinae nicht als besondere Familie angesehen werden (eine Ansicht, die bei ihren gegenwärtigen Vertretern nichts über ihre Verwandtschaftsbeziehungen aussagen, sondern nur ihren morphologischen Besonderheiten gerecht werden will), werden sie meist als nahe Verwandte der Muscini angesehen. Oft wird sogar das Bestehen eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Stomoxyinae und der Gattung *Musca* für wahrscheinlich gehalten. Es gibt allerdings auch Stimmen, die für die Stomoxyinae eine nähere Verwandtschaft mit den „Mydaeinae" annehmen.

Für die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Stomoxyinae und den Muscini lassen sich die folgenden Übereinstimmungen in abgeleiteten Merkmalen, die als Synapomorphien gedeutet werden könnten, anführen:

Pteropleura behaart,
Fühlerborste gefiedert,
Ei ohne Flügel, mit Plastron,
Hinterstigma der Larve mit mäandrisch gewundenen Stigmenschlitzen,
Cephalopharyngealskelett der Larve nicht mit sichelförmigen Mundhaken,
Cephalopharyngealskelett der Larve ohne akzessorische Spangen,
Linker Mundhaken reduziert,
Dentalsklerite getrennt (azygisch).

Obwohl diese Übereinstimmungen in zweifellos abgeleiteten Merkmalen, die in ihrer Kombination nur bei den Stomoxyinae und Muscini vorkommen, die Deutung als Synapomorphien geradezu herauszufordern scheinen, stehen dieser Deutung gewichtige Gründe entgegen:

Das Legrohr ist bei den Stomoxyinae zwar lang und röhrenförmig wie bei den Muscinae. Aber die Tergite des 6. und 7. Segmentes haben nicht die Form langer, dünner Stäbe, die für die Muscinae so charakteristisch sind, sondern sind etwas breiter und plattenförmiger wie bei sehr vielen Phaoniinae. Das gilt allerdings kaum für *Rhinomusca*. Vor allem aber sind die Derivate des 8. Sternites abweichend von den Muscinae und in Übereinstimmung mit den meisten Phaoniinae zu 2 kleinen Hinterrandskleriten reduziert. Herting (1957) stellt das Legrohr der Stomoxyinae daher zum „*Phaonia*-Typ", im Gegensatz zu den Muscinae, die alle dem „*Hydrotaea*-Typ" angehören.

Im männlichen Kopulationsapparat haben die Stomoxyinae in der ankerartigen Form des Aedeagus (Textfig. 414) ein apomorphes Merkmal, das wohl sicher nicht als Vorstufe für die Ausbildung des Aedeagus bei den Glossinidae und Pupipara gelten kann und daher die Annahme von der Monophylie der Stomoxyinae begründet. Es scheint aber, daß es unter den Muscinae keinen Kopulationsapparat gibt, der als Vorstufe zu dem der Stomoxyinae gelten könnte. Bei der *Dichaetomyia*-Gruppe und bei den Cyrtoneurininae kommen aber Formen des Aedeagus vor, die man sich leicht zu der Gestalt weitergebildet denken könnte, die für die Stomoxyinae so charakteristisch ist. Auch in der Form der Praegonite scheinen die Stomoxyinae eher den Phaoniinae als den Muscinae zu gleichen.

Man wird sich unter diesen Umständen fragen müssen, ob die Übereinstimmungen zwischen den Stomoxyinae und den Muscini tatsächlich als Synapomorphien gedeutet werden müssen oder ob sie nicht vielmehr durch Konvergenz entstanden sein können.

Für die Behaarung der Pteropleura muß diese Möglichkeit ohne weiteres als gegeben gelten. Eine behaarte Pteropleura haben außer den Stomoxyinae und Muscini vor allem ja auch die *Dichaetomyia*-Gruppe und die Cyrtoneurininae.

Eier, bei denen die flügelartigen Leisten zu beiden Seiten des dorsalen Schlüpffeldes fehlen, kommen außer bei den Stomoxyinae und Muscini auch bei der *Hydrotaea-Ophyra*-Gruppe (die aber wahrscheinlich mit den Muscini nächstverwandt ist) und nach der Abbildung von Bohart & Gressitt (1951) auch bei *Dichaetomyia saperoi* Boh. & Gressitt vor. Leider ist die Struktur der Eischale bei dieser Art nicht bekannt. Es ist aber darauf hinzuweisen, daß eine Plastron-Struktur der gesamten Eischale auch bei *Leptohylemyia coarctata* (Anthomyiidae) vorkommt. Damit ist immerhin bewiesen, daß eine solche Eischalenstruktur, wie sie für die Muscini (einschließlich *Hydrotaea-Ophyra*-Gruppe?) und die Stomoxyinae charakteristisch zu sein scheint, mehrfach unabhängig entstanden sein kann.

Dasselbe gilt für die Form der larvalen Hinterstigmen. Mäanderförmige Stigmenschlitze bilden Siddons & Roy für die Larve von *Synthesiomyia nudiseta* (*Muscina*-Gruppe der Hydrotaeini) ab. Bei der Gattung *Neomusca* (Cyrtoneurininae) zeigen verschiedene Arten verschieden stark gewundene Hinterstigmen (vgl. Aldrich 1923). Bei *N. pini* sind die Hinterstigmenschlitze ganz ebenso stark mäandrisch gewunden wie bei den Muscini.

Das einzige Merkmal, das bisher nur von den Stomoxyinae und den Muscini (aber hier auch nur bei den abgeleiteteren Gattungen, vor allem *Musca*) bekannt zu sein scheint, ist die Ausbildung des Cephalopharyngealskelettes der Larven: die scheinbar (aber nur scheinbar) ursprüngliche, nicht sichelähnliche Form der Mundhaken, das Fehlen der akzessorischen Spangen, die Trennung der Dentalsklerite und auch die starke Reduktion des linken Mundhakens. Bei den Muscini hängen diese Merkmale mit der Koprophagie der Larven zusammen, und ihre schrittweise Herausbildung im Zusammenhang mit dem Übergang der Larven von der koprophilen, aber noch karnivoren (bzw. semikarnivoren) zur rein koprophagen Lebensweise läßt sich bei den einzelnen Gattungen der Muscini genau verfolgen. Bei den Stomoxyinae scheint es keine solchen Übergangsstufen zu geben. Die Tatsache der genauen Übereinstimmung der Stomoxyinae und der abgeleiteten Muscini im Cephalopharyngealskelett der Larven wird aber dadurch etwas entwertet, daß die Larven vieler Teilgruppen der Muscidae noch unbekannt sind. Es läßt sich daher unmöglich sagen, ob die Übereinstimmungen zwischen den Larven der Stomoxyinae und der Muscini wirklich so einzigartig sind, wie es heute scheint.

Das vielleicht wichtigste Hindernis für die Annahme, daß die „Stomoxyinae" doch zu den Muscinae gehören und daß zwischen ihnen und den Muscini ein Schwestergruppenverhältnis bestehen könnte, wäre aus dem Wege geräumt, wenn sich beweisen ließe, daß der „*Phaonia*-Typ" (im Sinne von Herting) des Legrohres bei ihnen aus dem „*Hydrotaea*-Typ" (der für alle Muscinae charakteristisch ist) hervorgegangen ist. Man müßte dann annehmen, daß die proximalen, glatten und unbeborsteten Abschnitte der Derivate des 8. Sternites, die bei allen Muscinae (in ihrer gegenwärtigen, in dieser Arbeit vertretenen Umgrenzung) erhalten sind (Abb. 28 B), bei den Stomoxyinae verschwunden sind. Der Zustand, daß nur die distalen, beborsteten Abschnitte erhalten geblieben sind (Textfig. 411), müßte dann bei ihnen auf anderem Wege erreicht worden sein als bei allen anderen Muscidae (den meisten Phaoniinae, den Limnophorinae und Coenosiinae), für die der „*Phaonia*-Typus" des Legrohres ebenfalls charakteristisch ist. Man könnte sich das unschwer vorstellen, da auch bei manchen Muscinae (z. B. *Calliphoroides, Reinwardtia*) die proximalen Abschnitte nur sehr schwach entwickelt sind. Bei *Muscina* sind sie auch von Herting (der der Gattung *Muscina* den *Phaonia*-Typus des Legrohres zuschreibt) übersehen worden. Immerhin sind sie bei allen Muscinae noch nachweisbar, während ich bei allen untersuchten Stomoxyinae (*Stomoxys, Siphona, Rhinomusca,* deren Kenntnis ich Herrn Dr. F. Zumpt verdanke) auch nicht die geringste Spur von ihnen finden konnte.

Eine sichere Beantwortung der Frage nach der Schwestergruppe der Stomoxyinae (bzw. der gesamten „Stechfliegengruppe") halte ich gegenwärtig für unmöglich. Was

man zur Zeit mit Sicherheit behaupten kann, ist, daß mindestens die Stomoxyinae, wenn nicht alle „Stechfliegen", in die Gruppe B. 2 (vgl. Abb. 53) der Muscidae gehören.

Manche früheren Autoren haben darauf hingewiesen, daß die Stomoxyinae mehr mit den Mydaeinae als mit den Muscinae (bzw. Muscini) übereinzustimmen scheinen. Auch Zimin (1951) vertritt die Ansicht, daß die „Stammform" der Stomoxyinae unter den Mydaeinae (bzw. Mydaeini) zu suchen sei. Diese Ansicht ist insofern etwas unbestimmt, als früher die Umgrenzung der „Mydaeinae" sehr unsicher war und selbst so gute Kenner der Muscidae wie Stein viele Arten der Gattungen *Dichaetomyia* und *Helina* (die gar nicht zu den Mydaeinae gehören) in der Gattung *Mydaea* beschrieben haben. Ich halte es für völlig ausgeschlossen, daß zwischen den Mydaeinae und den Stomoxyinae nähere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen. Damit ist auch eine Beziehung zu der Gattung *Graphomya*, die von manchen Autoren angenommen wurde, ausgeschlossen. Allenfalls könnte man an ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Stomoxyinae und der Gesamtgruppe D. 2 (Mydaeinae — Limnophorinae — Coenosiinae) denken. Aber auch das halte ich nicht für wahrscheinlich. Vielleicht wird sich die alte Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Stomoxyinae (bzw. der ganzen „Stechfliegengruppe"?) und den Muscini (sicherlich nicht: der Gattung *Musca*) schließlich doch als die am besten begründete erweisen, es sei denn, daß die Erweiterung unserer Kenntnis der *Dichaetomyia*-Gruppe und der Cyrtoneurininae ganz neue Möglichkeiten eröffnet.

Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen (Gattungen) der sicher monophyletischen Stomoxyinae sind zur Zeit noch recht undurchsichtig. Zweifellos haben die von Zimin (1951) als Subtribus der „Stomoxyini" bezeichneten „Graphomyiina" und „Acridomyiina" mit den Stomoxyinae gar nichts zu tun.

Malloch (1932) unterschied vorwiegend nach der Form der Palpen 2 Tribus (Stomoxydini und Haematobiini). Zumpt (1939) stimmt, trotz mancher Unterschiede im einzelnen, mit Malloch insofern überein, als auch sein Stammbaumentwurf 2 divergierende Äste, Schwestergruppen, zeigt, denen als artenreichste Teilgruppe die Gattungen *Stomoxys* (1. Ast) und *Siphona* (*Haematobia, Lyperosia;* 2. Ast) angehören. Gegen die Darstellungen beider Autoren muß man den Vorbehalt machen, daß sie bei den Begründungen ihrer Ansichten mit dem einfachen Begriff der morphologischen Ähnlichkeit arbeiten und keinen Unterschied zwischen Symplesiomorphie und Synapomorphie machen.

Als abgeleitete Merkmale muß man bei den Stomoxyinae das Fehlen von Fiederhaaren auf der Unterseite der Fühlerborste, das Fehlen der vorderen Sternopleuralborste, den Verlust der Beborstung auf der konkav ausgehöhlten Innenseite der Palpen und die Verkürzung der Palpen ansehen. Das Vorhandensein der plesiomorphen Ausprägungsstufen dieser Merkmale (beiderseits gefiederte Fühlerborste, Vorhandensein der vorderen Sternopleuralborste, lange, zylindrische, rundherum beborstete Palpen) kann als Symplesiomorphie nicht zur Begründung der Annahme von Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden. Untersucht man die Merkmalsverteilung bei den Stomoxyinae unter diesem Gesichtspunkt, dann zeigt sich, daß die Gattungen mit den ursprünglichsten Merkmalen in Südamerika (*Neivamyia;* 5 Arten im tropischen Südamerika) und in den paläotropischen Regionen (*Bruceomyia:* 1 äthiopische Art; *Bdellia:* 1 äthiopische Art; *Haematostoma:* 1 Art in Borneo, diese aber mit verkürzten Palpen; *Rhinomusca:* 2 äthiopische Arten; auch *Stygeromyia:* 4 äthiopische Arten, 1 davon auch orientalisch) vorkommen. Da die Übereinstimmung aber auf Symplesiomorphie beruht, kann zwischen diesen Gruppen kein unmittelbares Verwandtschaftsverhältnis angenommen werden.

Wahrscheinlich muß ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Neivamyia* und den übrigen Stomoxyinae angenommen werden. *Neivamyia* ist im Besitze einer, wenn auch schwachen Praealarborste stärker plesiomorph als alle anderen Stomoxyinae. Das ist

zwar nur ein schwaches Indiz für ihre Sonderstellung. Dazu kommt aber die geographische Sonderstellung, die *Neivamyia* weit von den anderen Stomoxyinae trennt. Mit den wenigen auf den Nordkontinenten verbreiteten Stomoxyinen kann *Neivamyia* nicht näher verwandt sein, denn diese sind ausnahmslos sehr abgeleitete Arten. In Nordamerika kommen überhaupt nur 2—3 holarktische Arten vor, die sicherlich erst in jüngerer Zeit (vielleicht sogar durch den Menschen eingeschleppt) aus der Alten Welt eingewandert sind. Man muß daher zweifellos ein Vikarianzverhältnis zwischen den neotropischen *(Neivamyia)* und den altweltlichen Stomoxyinae annehmen, das auf eine ältere Verbindung über die Nordkontinente hinweist.

Leider geben Pinto & da Fonseca nichts über den Bau des Legrohres von *Neivamyia* an. Bemerkenswert ist, daß bei *N. latifrons* Malloch die Männchen sich in der Stirnbildung nicht von den Weibchen unterscheiden und wie diese auch eine proklinate ors besitzen (vgl. Abbildung bei Malloch 1932, p. 431, Fig. 11).

Schwer zu durchschauen sind die Verwandtschaftsverhältnisse bei den altweltlichen Stomoxyinae. Sehr wahrscheinlich bilden die beiden artenreichsten Gattungen (*Stomoxys:* mit verkürzten Palpen und fehlender vorderer Sternopleuralborste; *Siphona:* mit innen borstenlosen und konkav „ausgehöhlten" Palpen, die ein „Schutzorgan" für den Rüssel bilden) je eine monophyletische Gruppe. Nur diese beiden Gattungen haben (neben zahlreichen paläotropischen) auch paläarktische (zum Teil auch in Nearktis vorkommende) Arten. Ungeklärt ist die Frage, in welchem Verwandtschaftsverhältnis die artenarmen paläotropischen Gattungen (siehe oben), die sich vor allem durch plesiomorphe Merkmale auszeichnen, zu diesen beiden Gattungen stehen. Besonders interessant ist die Gattung *Rhinomusca* (2 äthiopische Arten). Malloch (1932) hatte sie „wegen der winkelig aufgebogenen Media" (Zumpt 1939) zu den Muscinae gestellt. Vor allem der ankerförmige Aedeagus und das Fehlen des Epiphallus beweisen aber, daß die Gattung zu den Stomoxyinae gehört (Abbildung bei Zumpt 1950, p. 421, Fig. 5). Aber auch Zumpt vertritt die Ansicht, daß *Rhinomusca* „dem hypothetischen Übergangsglied zwischen den Muscinae *(Musca?)* und den Stomoxydinae am nächsten stehen" dürfte. Solange man ohne Vorbehalte an eine nahe Verwandtschaft zwischen den Stomoxyinae und den Muscinae glauben konnte, schien es tatsächlich einfach, die winkelig gebogene Media und das etwas verbreiterte Thorakalschüppchen von *Rhinomusca* als Grundplanmerkmale der Stomoxyinae zu deuten, von denen sich alle übrigen Gattungen der Stomoxyinae entfernt haben und in denen *Rhinomusca* allein noch den Muscinae ähnlich geblieben wäre.

Wenn aber eine nahe Verwandtschaft zwischen Stomoxyinae und Muscinae unsicher ist (siehe oben), dann muß man fragen, ob die oben genannten Merkmale nicht als Autapomorphien von *Musca* zu deuten sind. Nach Zumpt (1939) hat *Rhinomusca* „einen stark an *Stygeromyia* erinnernden deutlichen Stechrüssel und ähnelt auch im Habitus, in der Flügeläderung und Chaetotaxis (Pro- und Hypopleura behaart, 1 Sternopleuralborste) auffallend dieser Gattung, nur daß sie in einigen Merkmalen noch primitiver ist". *Stygeromyia* hat vor allem auf der Innenseite unbeborstete und konkav „ausgehöhlte" Palpen, während *Rhinomusca* zylindrische, rundherum beborstete Palpen besitzt. Die Verwandtschaftsbeziehungen von *Rhinomusca* sind zur Zeit noch ebenso undurchsichtig wie die aller übrigen paläotropischen, relativ plesiomorphen Gattungen. Vielleicht würden wir über die systematische Struktur der Stomoxyinae besser Bescheid wissen, wenn die Morphologie des Rüssels aller Gattungen ebenso sorgfältig untersucht wäre wie die von *Stomoxys calcitrans.* Dieser Wunsch wird aber aus Materialmangel noch lange unerfüllt bleiben müssen.

D. 5. Glossinidae — Pupipara

Bequaert (1953) hat die Geschichte der Hypothesen geschrieben, die über die Verwandtschaftsbeziehungen der Pupipara aufgestellt worden sind. Danach hat Speiser (1908) zum ersten Male die Ansicht vertreten, daß die Glossinidae mit den Hippo-

boscidae am nächsten verwandt sind. Aber diese Vorstellung ist wahrscheinlich auf die ganzen Pupipara auszudehnen. Die Übereinstimmungen zwischen den Glossinidae und den Hippoboscidae, die als Synapomorphien gedeutet werden können, verbinden die Glossinidae auch mit den beiden anderen Familien der Pupipara:

? 1. Ventrale Teile des Mediotergites stark entwickelt.

Dieses Merkmal wird von Zimin angegeben. Es müßte geprüft werden. Dabei wäre die Gesamtarchitektur des Thorax und des Abdomens zu berücksichtigen.

? 2. Bau der äußeren Oberfläche der Facettenaugen.

Auch dieses von Zimin angegebene Merkmal müßte geprüft werden.

? 3. Deutliche Verbreiterung an der Basis des Empodiums.

Auch das gibt Zimin an. Ich selbst habe im Bau des Empodiums keinen Unterschied zwischen *Glossina* und *Mesembrina* finden können.

? 4. Verzweigung der Fühlerborstenhaare.

Dieses von Zimin angegebene Merkmal scheint mir problematisch. Die Verzweigung der Fühlerborstenhaare ist ein eigenartiges, für *Glossina* charakteristisches Merkmal. Mir ist über das Vorkommen dieses Merkmales bei den Pupipara nichts bekannt.

5. Rüsselbulbus.

Jobling (1933) führt als Besonderheit von *Glossina* an: Die Sonderung des Haustellums in einen proximalen, bulbusartigen, die Muskulatur einschließenden Teil und einen verlängerten, schlanken distalen Abschnitt, der beim Stechen eingeführt wird. Eine ähnliche Sonderung zwischen einem proximalen Bulbus und einem schlanken Distalteil des Haustellums scheint auch bei allen Pupiparen vorhanden zu sein. Bequaert (II, p. 50) gibt aber an, daß nach Jobling ein Unterschied zwischen den Hippoboscidae einerseits und den Nycteribiidae-Streblidae andererseits besteht: der distal vom Bulbus liegende Teil des Haustellums soll bei den Nycteribiidae-Streblidae aus den verlängerten Labellen bestehen, während bei den Hippoboscidae die Labellen sehr kurz sind und nur einen unbedeutenden Teil des Haustellums bilden. Dagegen bezeichnet Gouin unter anderem die Verlängerung des 1. Abschnittes der Labellen als eine Besonderheit der Gruppe *Glossina*-Pupipara (wobei er anscheinend besonders an die Hippoboscidae denkt), die auch schon bei *Stomoxys* in geringerem Maße vorhanden ist. Auf jeden Fall kann der verschiedene Anteil, den die Labellen am Aufbau des Haustellums nehmen, nicht als Grund gegen die Monophylie der Gruppe *Glossina*-Pupipara angesehen werden.

6. Speichelpumpe fehlt.

Jobling (1933) gibt an, daß sie bei *Glossina* durch den Muskelmantel der Speicheldrüsen ersetzt wird. Bequaert (I, p. 72) gibt für *Glossina* und die Hippoboscidae an: "there is no true salivary pump". Es wäre zu fragen, ob das auch für die Nycteribiidae und die Streblidae gilt und inwieweit hier ein Unterschied gegenüber den Stomoxyinae besteht bzw. wodurch dieser bedingt sein kann. Könnte er mit der Bildung des Rüsselbulbus zusammenhängen?

7. Reduktion der Sternumplatte des Prothorax.

Sicherlich ist Malloch (1929, zit. nach Bequaert I, p. 56) im Recht, wenn er die membranöse Ausbildung der Prosternalregion (bei *Glossina* und den Hippoboscidae; wie ist es bei den Nycteribiidae und Streblidae?) als Folge der Bulbusbildung des Rüssels deutet.

8. Abplattung des Thorax.

Nach Bequaert (I, p. 34) ist schon bei *Glossina* eine leichte Abplattung des Thorax festzustellen, während andererseits unter den Pupipara (Hippoboscidae) bei *Ornithoica* der Thorax weniger depreß ist als bei anderen. Mit der Abplattung des Thorax gehen andere Veränderungen parallel: Trennung der Hüften. Nach Bequaert (I, p. 34) sind schon bei *Glossina* die Hüften verhältnismäßig breit getrennt. Zimin spricht sogar schon von einer Verbreiterung der Sternite des 2. und 3. Thorakalsegmentes.

Ziemlich undurchsichtig ist die Reduktion der Thorakalbeborstung. Bei den Pupipara ist die Beborstung überhaupt kaum zu identifizieren. Bei *Glossina* fehlt die pra. Das gilt zwar auch für die meisten Stomoxyinae, doch ist bei *Neivamyia* eine Praealarborste, wenn auch schwach ausgebildet, vorhanden.

9. Fehlen des Tergalen Depressors des Trochanters im Mesothorax.

Nach Smart (1959) fehlt dieser bei den meisten Cyclorrhapha (auch Muscidae einschließlich *Stomoxys*) vorhandene Muskel bei *Glossina* und *Hippobosca*. Es wäre zu prüfen, ob er auch den übrigen Pupipara fehlt.

10. Adenotrophe Pupiparie.

Das Verbleiben der Larve im Abdomen bis zur Verpuppungsreife hat zahlreiche morphologische Besonderheiten im Gefolge.

11. Basalsternit des Abdomens stark entwickelt.

Vielleicht dient dieses von Zimin angegebene Merkmal der Festigung der Verbindung zwischen dem Thorax und dem schweren, trächtigen Abdomen. Die Verbreitung dieses Merkmales, insbesondere sein Vorkommen bei den Nycteribiidae-Streblidae wäre zu prüfen.

12. Dehnbarkeit des Abdomens.

Nach Zimin sind die mittleren Sternite des Abdomens im Gegensatz zu dem Basalsternit reduziert. Die Membran ist mächtig entwickelt und mit zahlreichen Haaren besetzt. Wahrscheinlich dient der Haarbesatz dem Schutze oder der Festigung der Membran.

Für die Merkmale 11 und 12 wäre zu prüfen, inwieweit sie auch bei den Männchen vorhanden sind, bei denen sie ja keine funktionelle Bedeutung haben. Es wäre dann ein Beispiel für die Übertragung von Merkmalen von einem Geschlecht auf das andere.

13. Vergrößerung des weiblichen Praeabdomens.

Wiederangliederung der proximalen Segmente des Legrohres (6. und 7. Abdominalsegment) an das Praeabdomen? Wiedererscheinen des 6. und 7. Stigmas durch Übertragung von den Männchen auf die Weibchen? (Siehe dazu weiter unten.)

14. Milchdrüsen.

Die Milchdrüsen sind die modifizierten Anhangsdrüsen (accessory glands) der nichtpupiparen Muscidae (Bequaert I, p. 82). Es scheint, daß sie bei *Glossina* und bei den Nycteribiidae-Streblidae einen gemeinsamen Ausführgang haben, während sie bei den Hippoboscidae (?) getrennt münden.

15. Geringe Zahl der Ovariolen.

Stomoxys hat nach Tulloch (1906) einige 60 Ovariolen in jedem Ovarium.

16. Verlängerung des Hypopygiums,

der praegenitalen Segmente des Postabdomens, Reduktion der Surstyli (rudimentär erhalten bei einigen *Glossina*-Arten), zangenartige Ausbildung der Cerci, Verlagerung des Aedeagus an eine Ausstülpung, Reduktion des Phallapodems.

Die äußeren männlichen Kopulationsorgane sind bei *Glossina*, den Hippoboscidae, Nycteribiidae, Streblidae ziemlich verschieden. Es scheint, daß im Bau des Hypopygiums die Nycteribiidae den Glossinidae ähnlicher sind als die Hippoboscidae, die ihrerseits mehr den Streblidae gleichen. Die Verhältnisse müßten genau untersucht werden. Es ist mir nicht ganz klar, wie Zimin von einer besonderen Übereinstimmung des Baues der äußeren Genitalien der Männchen von *Glossina* und der Hippoboscidae sprechen kann.

17. Fehlen einer differenzierten Vesicula seminalis.

Bequaert (I, p. 86) nennt dieses Merkmal bei den Hippoboscidae. Es scheint auch bei *Glossina* vorhanden zu sein. Die Verhältnisse bei Nycteribiidae-Streblidae und bei Stomoxyinae wären zu prüfen.

18. Röhrenförmige Hoden.

Nach Bequaert (I, p. 81) stimmen die Hippoboscidae mit den Glossinen in der ungewöhnlichen Entwicklung und röhrenförmigen Gestalt der Hoden und der akzessorischen Drüsen (2 Paar bei Hippoboscidae, 1 Paar bei *Glossina*) überein. Es wäre zu prüfen, ob das auch für die Nycteribiidae und Streblidae gilt, welches die genauen Unterschiede gegenüber den Stomoxyinae sind und wie die Unterschiede funktionell zu erklären sind.

19. Reduktion des Cephalopharyngealskelettes der Larven.

Nur bei *Glossina* ist das „Basalstück" noch vorhanden.

20. Prothorakalstigma der Larven fehlt (Larven metapneustisch).

Nach Bequaert (I, p. 57) stimmen die Larven der Glossinidae und Pupipara in den polsterartigen Anschwellungen am Ende des Abdomens ("terminal abdominal swellings") überein. Die Larvenmerkmale sind hier nur andeutungsweise genannt, da unsere geringen Kenntnisse es kaum erlauben, die Grundplanmerkmale für die einzelnen Gruppen herauszuarbeiten.

Alles in allem scheint sicher zu sein, daß die meisten der auffälligen abgeleiteten Merkmale der Pupipara, die früheren Autoren gewichtig genug erschienen, den Pupipara den Rang einer besonderen Unterordnung der Dipteren zuzuerkennen, als Vorstufen, d. h. mit einem geringeren Grade von Apomorphie, schon bei den Glossinidae vorhanden sind. Die am schwierigsten zu überbrückende morphologische Lücke liegt also nicht zwischen den Glossinidae und den Pupipara, sondern zwischen den Glossinidae und anderen Muscidae. Es ist aber nicht richtig, aus der Tatsache, daß die Glossinidae bzw. die Glossinidae + Pupipara in so zahlreichen Merkmalen von allen anderen Muscidae auffällig abweichen, einfach zu folgern, sie könnten mit den Muscidae oder

gar mit einer ihrer Teilgruppen (etwa mit den Stomoxyinae) nicht näher verwandt sein: Es kommt ja nicht auf die Größe oder die Zahl der Unterschiede, sondern einfach darauf an, ob die Merkmale der Muscidae oder der einen oder anderen ihrer Teilgruppen als relativ plesiomorphe Ausprägungsstufen der gleichen Merkmale angesehen werden können, die bei den Glossinidae + Pupipara in relativ apomorpher Transformationsstufe vorhanden sind. Die meisten stark abgeleiteten Merkmale der Glossinidae + Pupipara können als Folge der Pupiparie angesehen werden. Bei einigen, insbesondere bei vielen Merkmalen des Abdomens, ist das unmittelbar evident, bei anderen nicht. Das letztere gilt z. B. für die Abplattung des Thorax, die Trennung der Hüften und das Fehlen des tergalen Depressormuskels der Trochanteren im Mesothorax.

Remmert (1960) hat die Tangfliegen (Coelopidae und *Orygma*) und die Hippoboscidae als Bewohner von „Lückensystemen" miteinander verglichen. Die Abplattung des Thorax bei den Hippoboscidae (bzw. wohl im Grundplan der Pupipara) würde sich wohl durch ihr Leben im „Lückensystem" der Behaarung und des Gefieders der homoiothermen Wirbeltiere erklären. Dieser Deutung scheint aber die Tatsache entgegenzustehen, daß die bei den Pupipara besonders auffällig entwickelten Merkmale in Vorstufen schon bei den Glossinidae vorhanden sind, die doch keine Parasiten, sondern im Gegenteil sehr aktive Flieger sind. Eher hätte man Übereinstimmung zwischen den Pupipara und der *Siphona*-Gruppe der Stomoxyinae erwarten sollen, in der es fast stationäre Parasiten gibt.

Vielleicht liefert aber der auffälligste Unterschied, der zwischen den Pupiparen und den ebenfalls plattgedrückten, lückenbewohnenden Strandfliegen besteht, den Schlüssel zur Erklärung: Nur bei den Pupipara sind die Hüften breit getrennt, und diese Trennung scheint bei den Glossinidae schon eingeleitet zu sein. Darf man annehmen, daß die Gestalt des Thorax hier durch die Breite und Schwere des trächtigen Abdomens beeinflußt wurde? Dann wären die Trennung der Hüften (die vielleicht erfolgte, um dem Abdomen ein Widerlager in der Sternalregion des Thorax zu verschaffen oder auch, um die Standfestigkeit zu erhöhen) und die Abplattung des Thorax doch Merkmale, die wenigstens in ihren Anfangsstadien auf die Pupiparie zurückgeführt werden können. Sie wären, als „Praeadaptationen", von den Pupipara übernommen worden, als sie zu Lückenbewohnern wurden, und dann in Anpassung an diese Lebensweise in der einmal eingeleiteten Richtung weiter fortgebildet worden. Mit einer durch die Pupiparie (bzw. durch die Schwere des trächtigen Abdomens) bedingten veränderten Bewegungsweise der Beine könnte vielleicht auch die Reduktion des tergalen Depressors der Trochanteren im Mesothorax (Merkmal 9) in Verbindung gebracht werden. Es wäre wohl der Mühe wert, diese Überlegungen auf ihre Stichhaltigkeit zu prüfen.

Möglicherweise hängt mit der Pupiparie auch das Merkmal zusammen, das gegenwärtig die größten Schwierigkeiten bei der Suche nach der Schwestergruppe der Glossinidae + Pupipara bereitet (Merkmal 13, S. 81). Wie oben ausgeführt wurde, gibt es einige Merkmale, die dafür sprechen, daß die Stomoxyinae diese gesuchte Schwestergruppe sein könnten. Einen Stechrüssel z. B., der als unmittelbare Vorstufe des Rüssels der Glossinidae + Pupipara angesehen werden könnte, gibt es überhaupt nur bei den Stomoxyinae. Tatsächlich ist wenigstens *Glossina* ja auch bis in die neueste Zeit (so z. B. noch von van Emden 1951) als Gattung der Stomoxyinae angesehen worden. Die meisten anderen Merkmale der Glossinidae + Pupipara bieten der Annahme, daß zwischen diesen und den Stomoxyinae ein Schwestergruppenverhältnis bestehen könnte, wenigstens keine Schwierigkeiten: sie sind, wenn sie ihr auch keine Stütze bieten, mit ihr ebenso gut verträglich wie mit mancher anderen.

Eine Ausnahme bildet nur das weibliche Postabdomen. Während bei den Stomoxyinae ein typisches Legrohr vorhanden ist wie bei allen anderen Muscidae, und während bei den Stomoxyinae Stigmen im 6. und 7. Abdominalsegment (den beiden ersten Segmenten des Legrohres) fehlen, unterscheiden sich die Abdominalsegmente 6 und 7 bei den Glossinidae (bzw. im Grundplan der Gruppe Glossinidae + Pupipara) nicht

von den davor liegenden Segmenten, und sie besitzen auch ganz normale Stigmen. HERTING (1957) deutet diese Merkmale ohne weiteres als „primitiv“ und meint, „daß dieser hochspezialisierte, artenarme Zweig der Calyptratae [er meint damit die Glossinidae] schon sehr frühzeitig in seiner Stammesgeschichte makrolarvipar geworden ist und aus diesem Grunde die bei allen anderen Familien eingetretene Differenzierung des Postabdomens nicht mitgemacht hat“.

Aber dieser Deutung stehen 2 meines Erachtens sehr gewichtige Bedenken entgegen:

Erstens finden sich so ursprüngliche Verhältnisse, wie sie bei den Glossinidae vorzuliegen scheinen, bei keiner anderen Gruppe der Calyptratae. Eine gewisse Differenzierung des Postabdomens zum Legrohr ist bei allen anderen vorhanden und bei keiner anderen Familie (auch nicht bei den Cordyluridae) sind die Stigmen 6 und 7 in so ursprünglicher Stellung vorhanden wie scheinbar bei den Glossinidae.

Zweitens müßte man auch für den männlichen Kopulationsapparat der Glossinidae einen sehr ursprünglichen Bau annehmen, wenn das weibliche Abdomen sehr ursprünglich gebaut wäre; denn männliches und weibliches Postabdomen bilden ja doch einen einheitlichen Funktionskomplex. In Wirklichkeit aber ist das männliche Postabdomen der Glossinidae alles andere als ursprünglich gebaut. Es erscheint als eine Weiterbildung des Grundplanes, der bei den Muscidae vorhanden ist, und diese Weiterbildung scheint vor allem auf eine Verbreiterung und Verlängerung des weiblichen Postabdomens, der das männliche folgen mußte, hinzuweisen. Diese Verhältnisse werden gegenwärtig von meinem Mitarbeiter, Dr. H. ULRICH, untersucht, und es ist zu hoffen, daß bald eine genauere Darstellung, in der auch die Pupipara ihren Platz zu finden scheinen, vorliegen wird.

Aus diesen Gründen halte ich es für möglich, daß das weibliche Postabdomen der Glossinidae (+ Pupipara) nicht als ursprünglich, sondern als im höchsten Grade abgeleitet (im Sinne einer Pseudoplesiomorphie!) zu deuten ist. Ich möchte die Arbeitshypothese aufstellen, daß die Stammform der Glossinidae + Pupipara ein Legrohr besaß wie alle übrigen Calyptratae. Durch den Übergang zur Pupiparie wurde nicht nur der Raumbedarf im Abdomen größer, sondern ein enges, schlauchförmiges Legrohr war für den Geburtsvorgang auch hinderlich. Deshalb wurden seine beiden ersten Segmente (das 6. und 7. Abdominalsegment) dem Praeabdomen sekundär angegliedert. Der Bau des männlichen Kopulationsapparates mußte diesen Veränderungen folgen. Größere Schwierigkeiten als diese Annahme bereitet allerdings die Tatsache, daß bei den Glossinidae + Pupipara die Stigmen des 6. und 7. Abdominalsegmentes vorhanden sind. Ihr Verlust scheint in der Geschichte der Muscidae aber sehr frühzeitig, lange vor der Entstehung der Stomoxyinae, erfolgt zu sein, und die Annahme ihres Wiederauftretens bei den Glossinidae + Pupipara scheint gegen das MEYRICK-DOLLOsche Irreversibilitätsgesetz zu verstoßen. Man muß dazu aber bedenken, daß die betreffenden Stigmen bei den Männchen der Muscidae niemals verloren gegangen sind. Sie brauchen also auch bei den Weibchen der Glossinidae + Pupipara nicht im eigentlichen Sinne wieder neu entstanden sein. Man braucht vielmehr nur anzunehmen, daß hier die Stigmen vom männlichen auf das weibliche Geschlecht übertragen bzw. aus ihrer geschlechtsgebundenen Vererbung gelöst wurden. Beispiele für die Übertragung von Merkmalen des einen Geschlechts auf das andere sind zahlreich. In der vorliegenden Arbeit ist oft darauf hingewiesen worden, daß die Übertragung der weiblichen Stirnbildung auf die Männchen bei den Muscidae vielmals unabhängig erfolgt ist. Etwas ähnliches könnte bei den Stigmen des 6. und 7. Abdominalsegmentes, nur in umgekehrter Richtung, erfolgt sein.

Wir würden mit dieser Deutung den Vorteil gewinnen, daß die auffälligen und genauen Übereinstimmungen, die zwischen den Glossinidae (+ Pupipara) und den abgeleiteteren Muscidae, insbesondere den Stomoxyinae, bestehen, nicht auf Parallelentwicklung zurückgeführt werden müßten, für die wir sonst (etwa in erhaltenen

Zwischenstufen) keinerlei Indizien haben. Wir würden ferner eine Erklärung dafür gewinnen, daß dem scheinbar ursprünglichen weiblichen Abdomen bei den Glossinidae und Pupipara ein so hochgradig abgeleiteter männlicher Kopulationsapparat entspricht, und wir würden auch eine Erklärung dafür haben, warum die Glossinidae + Pupipara im Bau des weiblichen Abdomens scheinbar so viel ursprünglicher sind als alle anderen Calyptratae. Die segmentale Gliederung des Abdomens der Glossinidae und Pupipara erscheint eigentlich zu „primitiv", als daß sie „ursprünglich" sein könnte.

Freilich ist die vorgetragene Deutung zunächst nicht mehr als eine Arbeitshypothese, die sorgfältig geprüft werden muß. Ob sie mit allen Merkmalen der Glossinidae + Pupipara in Einklang zu bringen ist, steht dahin. Beispielsweise besitzen die Glossinidae und Pupipara im inneren männlichen Geschlechtsapparat noch Anhangsdrüsen, die nach den Untersuchungen von Hori (1960) den Stomoxyinae wie fast allen anderen Muscidae (mit Ausnahme der Fanniinae) fehlen. Das Vorhandensein von Anhangsdrüsen könnte schwerlich als Pseudoplesiomorphie (Rückkehr zu scheinbar ursprünglichen Zuständen) gedeutet werden. Aber die Untersuchungen über die Verbreitung dieses Merkmales (und anderer Merkmale der inneren Anatomie) sind zur Zeit noch so spärlich, daß es müßig wäre, über ihre Bedeutung zu spekulieren. Es wäre aber daran zu erinnern, daß nach flüchtigen Untersuchungen auch der Verlust der 3. Spermatheka für größere Teilgruppen der Muscidae charakteristisch zu sein schien, daß ausgedehntere Untersuchungen aber gezeigt haben, daß er selbst innerhalb engerer Verwandtschaftsgruppen mehrere Male unabhängig eingetreten ist.

Während die Frage nach der Schwestergruppe der Glossinidae + Pupipara (Stomoxyinae oder nicht?) heute noch nicht beantwortet werden kann, scheint die Annahme, daß zwischen den Glossinidae einerseits und den Pupipara andererseits ein Schwestergruppenverhältnis besteht, heute schon ziemlich gut begründet zu sein.

1. Glossinidae

Die *Glossina*-Arten unterscheiden sich von den Pupipara fast nur in relativ ursprünglichen Merkmalen. Es ist daher auch nicht leicht, apomorphe Merkmale zur Begründung der Monophylie der Glossinen zu finden. Trotzdem spricht schon das geschlossene aethiopische Verbreitungsgebiet dafür, daß die rezenten Arten der Gattung zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Als abgeleitetes Merkmal kann wohl die beilförmige Diskoidalzelle gelten. Sie erklärt sich durch die Verlagerung der Mündungen der Längsadern vor die Flügelspitze, wodurch die Diskoidalzelle im Distalabschnitt gebogen wurde.

Inwieweit andere charakteristische diagnostische Merkmale von *Glossina* ebenfalls autapomorphe Merkmale dieser Gruppe, inwieweit sie aber Vorstufen der Merkmale der Pupipara sind, ist unsicher.

Übrigens bietet die Tatsache, daß das Hypopygium von *Glossina* sekundär verlängert ist und daß die Cerci die Paralobi funktionell ersetzen, einen Schlüssel für die Untergliederung der Gattung: Die Vereinigung der Cerci durch eine Membran dürfte der ursprüngliche, ihre Trennung der abgeleitete Zustand sein. Zumpt scheint das umgekehrt zu deuten und dadurch die Dinge auf den Kopf zu stellen.

2. Pupipara

Die Monophylie der Pupipara ist nicht unbestritten. Als monophyletische Gruppe betrachtet sie anscheinend G. H. Hardy unter dem Namen „Hippoboscoidea" (nach Bequaert II, p. 46). Bequaert (II, p. 51) beruft sich auf mich und bezeichnet die Pupipara als polyphyletisch: Hippoboscidae und Nycteribiidae-Streblidae. Die Feststellung: „it is also fairly certain that the ancestral Proto-Hippoboscidae were phyletically distinct from the ancestors of the Nycteribiidae and Streblidae" (Bequaert II, p. 80) ist aber unklar. Wenn sie bedeuten soll, daß die Hippoboscidae einerseits und die Nycteribiidae-Streblidae andererseits monophyletische Gruppen sind, dann trifft sie sicherlich zu. Das bedeutet aber noch nicht Polyphylie! Vielleicht will also Bequaert mit

der Annahme von Polyphylie nur sagen, daß keine Teilgruppe der Pupipara „aus der anderen hervorgegangen ist". Das schließt aber die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses und die Monophylie der Gesamtgruppe nicht aus. BEQUAERT (II, p. 58) meint im Hinblick auf die nahe Verwandtschaft von Glossinen und Hippobosciden: „it is most improbable that the complex specializations of the mouth-parts and of the inner reproductive organs could have arisen independently on two occasions from ancestral muscids and than developed further to the point of almost exact duplication". Aber das gilt ja auch für die Übereinstimmungen der Pupipara untereinander!

Als abgeleitete Grundplanmerkmale der Pupipara können angegeben werden:

1. Retraktibilität des Haustellums;
   Bei *Glossina* kann das Haustellum nicht in die Rostrum-Membran zurückgezogen werden. *Glossina* besitzt daher auch ein typisches Hyoid. Nach GOUIN stimmt aber *Stomoxys* mit den Pupipara überein. Man muß hier wohl Konvergenz annehmen.
2. Einziehung des 3. Fühlergliedes in das 2;
3. Trennung der Hüften;
4. Mundteile nach vorn gerichtet: Kopf prognath.

Als monophyletische Teilgruppen der Pupipara (Hippoboscoidea G. H. Hardy nach BEQUAERT II, p. 46) müssen wohl die Hippoboscidae und die Streblidae-Nycteribiidae angesehen werden.

2a. Hippoboscidae

Obwohl an der Monophylie der Familie (etwa 124 Arten nach BEQUAERT, 90 davon auf Vögeln, 34 auf Säugetieren) nicht zu zweifeln ist, lassen sich doch nur schwer abgeleitete Grundplanmerkmale angeben, in denen sich die Hippoboscidae von anderen Pupipara unterscheiden. Ein solches Merkmal ist vielleicht das Fehlen der „hinteren Querader" (tp) des Flügels.

BEQUAERT unterscheidet 6 Unterfamilien (Hippoboscinae, Melophaginae, Ortholfersiinae, Alloboscinae, Ornithoicinae und Ornithomyiinae). Als ursprüngliche Wirte sieht BEQUAERT (II, p. 59, 60) die Vögel an. Eine monophyletische Gruppe von Vogel-Hippoboscidae sind sicherlich die Ornithomyiinae, die schon durch die doppelten Krallenzähne und durch die lang und spitz ausgezogenen Humeralschwielen als monophyletische Gruppe begründet werden. Der zusätzliche Krallenzahn ist nach BEQUAERT entstanden aus der Teilung des „basal heel". Dieser zeigt schon bei einigen Formen mit einfachen Krallen eine tiefe Längsfurche.

Ursprünglicher als die Ornithomyiinae sind die Ornithoicinae, die einfache Krallen besitzen. „But even so, their kinship with the Ornithomyiinae is undeniable" (BEQUAERT II, p. 52). BEQUAERT begründet die Annahme, daß die Ornithoicinae mit den Ornithomyiinae am nächsten (?) verwandt sind, nicht eigentlich. Vielleicht weist aber schon die am Ende spatelförmig verbreiterte Arista auf die Verwandtschaft hin. Die 4 bei Säugetieren parasitierenden Unterordnungen wären nach BEQUAERT unabhängig von Vögeln auf Säugetiere übergegangen. Aber es läßt sich für keine von ihnen eine nähere Verwandtschaft mit den Ornithoicinae oder den Ornithomyiinae nachweisen. Ebensogut wäre es möglich, daß die 4 bei Säugetieren parasitierenden Unterordnungen zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Aber auch das läßt sich bisher nicht beweisen.

Etwas verdächtig ist, daß fast alle Vogel-Hippoboscidae 2 Krallenzähne haben, während alle Säugetierparasiten das auch von BEQUAERT als unsprünglich angesehene Merkmal einfacher Krallen haben. Dieses ursprüngliche Merkmal teilen mit den Säugetierparasiten nur die Ornithoicinae. Könnte man daraus nicht ebensogut folgern, daß die Hippoboscidae ursprünglich Säugetierparasiten waren und später auf Vögel übergingen? Von diesen Vogelparasiten hätten nur die Ornithoicinae das ursprüngliche Merkmal einfacher Krallen bewahrt. Die zwischen den Hippoboscidae und Glossinidae (weiterhin vielleicht auch Stomoxyinae) bestehende Verwandtschaft macht es, ebenso

wie übrigens die Wirtswahl der übrigen Pupipara, durchaus wahrscheinlich, daß die Hippoboscidae zuerst Säugetierparasiten waren, denn sowohl Glossinen wie Stomoxyinae sind Blutsauger von Säugetieren. Wie sehr Bequaert gelegentlich Argumente übersieht, die sich schon aus der unbezweifelten nahen Verwandtschaft zwischen Hippoboscidae und Glossinen ergeben, geht daraus hervor, daß er annimmt (II, p. 78), die Vorfahren der Hippoboscidae seien ursprünglich blutsaugende Nidicolen gewesen, und daß er (II, p. 79) sogar die Frage aufwerfen kann, ob die Glossinen und Hippobosciden überhaupt strikte Blutsauger waren, ehe sie Pupiparen wurden. Schon aus dem Schwestergruppenverhältnis zwischen Glossinen und Pupiparen ergibt sich aber, daß die Vorfahren der Hippoboscidae keine Nidicolen und daß sie ebenso echte Blutsauger wie Pupiparen gewesen sind. Aus der Verwandtschaft mit den Stomoxyinae würde sich dann, wenn sie bewiesen werden könnte, weiterhin ergeben, daß die blutsaugende Lebensweise vor der Pupiparie entstanden ist.

Hippoboscinae und Melophaginae sind wohl nahe miteinander verwandt. Bequaert nimmt an (II, p. 73), daß die Melophaginae (22 Arten) im Miocän auf Cerviden der Alten Welt entstanden und später auf Bovidae übergegangen sind. Mit Cervidae seien sie im Pliocän in die Neue Welt gekommen. Da die Melophaginae im Gegensatz zu den Hippoboscinae noch Ozellen besitzen, kann zwischen den beiden Gruppen wohl nur ein Schwestergruppenverhältnis bestehen. Auch die Hippoboscinae haben nur Cervidae und Bovidae als „true breeding hosts". Daraus müßte sich ein terminus ante quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses zwischen Hippoboscinae und Melophaginae ergeben.

Unter diesen Umständen bilden von den Säugetierparasiten nur die Ortholfersiinae und Alloboscinae ein Problem. Nach der Ansicht von Bequaert sollen die Vorfahren beider Unterfamilien unabhängig voneinander und unabhängig von den Vorfahren der Hippoboscinae-Melophaginae von Vogelwirten auf Säugetiere übergegangen sein. Diese Annahme würde die Tatsache, daß die Alloboscinae (1 Art: Lemuridae und Indriidae in Madagaskar) und Ortholfersiinae (4—5 Arten: Marsupialia-Macropodinae in Australien) weder hinsichtlich ihrer Wirte noch hinsichtlich ihrer geographischen Verbreitung Beziehungen zu anderen Säugetier-Hippoboscidae haben, recht gut erklären. Da aber beide Unterfamilien einfache Krallen haben und die Ornithoicinae (als einzige Vogel-Hippoboscidae, die dieses ursprüngliche Merkmal ebenfalls besitzen) zusammen mit den Ornithomyiinae eine monophyletische Gruppe zu bilden scheinen, müßte die Überwanderung der Alloboscinae und Ortholfersiinae von Vögeln auf Säugetiere vor der Entstehung der Ornithoicinae-Ornithomyiinae erfolgt sein. Diese Vorstellung wird aber fragwürdig, wenn man Säugetiere als ursprüngliche Wirte der Hippoboscidae ansieht (siehe oben).

Die Frage kann nur durch neue sorgfältige Untersuchung der Verwandtschaftsbeziehungen der Ortholfersiinae und Alloboscinae (und auch der übrigen Unterfamilien) mit den exakten Methoden der phylogenetischen Systematik beantwortet werden. Aus Mangel an Material ist das zur Zeit unmöglich.

Die älteste bekannte Hippoboscide ist *Lynchia rottensis* Statz (1940/41) aus dem Oberoligocän (Aquitanien) von Rott. Die Zugehörigkeit dieser Art zu einer relativ untergeordneten Teilgruppe (Gattung *Lynchia*) der Ornithomyiinae scheint nach Bequaert (II, p. 39 und 82) sicher zu sein. Das würde bedeuten, daß damals auch mindestens schon andere Teilgruppen der Ornithomyiinae, die Ornithoicinae und die Hippoboscinae-Melophaginae als selbständige Teilgruppen der Hippoboscidae existiert haben müssen. Es ist daher nicht unbegründet, wenn Bequaert (II, p. 83) annimmt, daß die Aufspaltung der Hippoboscidae in Unterfamilien in der 2. Hälfte des Eocän erfolgt sei. Für die ältere Geschichte der Pupipara aber geht Bequaert meiner Ansicht nach viel zu weit in die Vergangenheit zurück. Er vermutet die gemeinsamen Vorfahren der Glossinen-Pupipara im frühen Mesozoikum, die Trennung der Glos-

sinen und Pupiparen in der Kreide und die ersten Hippoboscidae im Paleocän (II, p. 82). Meiner Ansicht nach besteht keinerlei Grund zu der Annahme, daß die Calyptratae (zu denen sowohl die Glossinidae wie die Pupipara gehören) vor der oberen Kreide entstanden sind.

2b. Nycteribiidae — Streblidae

Die Frage, ob die Nycteribiidae und Streblidae zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, läßt sich bis jetzt nicht sicher beantworten. Die Annahme liegt nahe, weil beide Gruppen Fledermausparasiten sind. Dagegen ist nach Bequaert (p. 214) keine Hippoboscide jemals auf Fledermäusen gefunden worden.

Aber die beiden Gruppen sind in ihren Merkmalen so verschieden voneinander, daß es schwerfällt, synapomorphe Merkmale zu finden. Als ein solches könnte der Bau des Rüssels angesehen werden:

Nach Jobling (zit. nach Bequaert, p. 50) besteht bei den Nycteribiidae und Streblidae der schmale Teil des Haustellums, distal vom Bulbus, aus den verlängerten Labellen. Nach Speiser (1908, zit. nach Bequaert II, p. 49) sollen auch einige der einzigartigen Spezialisationen der Nycteribiidae bei den Streblidae vorgebildet („foreshadowed") sein. Das müßte aber im einzelnen genau untersucht werden. Vor allem wäre auch zu untersuchen, welche Fledermausgruppen als die ursprünglichen Wirte der Nycteribiidae und der Streblidae anzusehen sind. Einer genaueren Untersuchung bedürfen noch die Larven. Bei den Larven der Pupipara fehlt anscheinend das Cephalopharyngeal-Skelett vollständig, während bei *Glossina* noch ein „Basalstück" vorhanden ist. Bei den Hippoboscidae sind die „Peritremata der hinteren Stigmen in eine Menge Poren aufgeteilt, die von 3 Paaren gewundenen Filzkammern ausgehen, analog den polypneustischen Loben bei *Glossina*. *Melophagus*, der im übrigen abgeleitet ist, erinnert hinsichtlich der Ausbildung des terminalen Stigmenpaares mit 3 Paaren porenförmiger Peritremata am meisten an die Ursprungsform" (Ryberg 1939).

Bei den Nycteribiidae sind 2 sogenannte Stigmenpaare vorhanden, die wahrscheinlich „nur Peritremata-Bildungen des hintersten Stigmenpaares sind" (Larvenformen, p. 404). Bei den Streblidae sind wie bei Nycteribiidae 2 Paare sogenannter „Stigmen" vorhanden. Beide Gruppen scheinen also durch die Auflösung der Hinterstigmen ausgezeichnet zu sein. Es ist durchaus möglich, daß man das als (übereinstimmende) Weiterbildung der bei den Glossinen und Hippobosciden vorkommenden Verhältnisse ansehen kann.

Theodor, dem wir genauere Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane verdanken, hat (1963) darauf hingewiesen, daß „eine weit größere Ähnlichkeit im Bau der Genitalien zwischen Hippobosciden und Strebliden als zwischen Hippobosciden und Nycteribiiden" besteht. Das bedeutet aber nicht, daß die Streblidae deshalb auch mit den Hippoboscidae näher verwandt sein müßten als die Nycteribiidae, denn „Ähnlichkeit" schlechthin heißt noch nicht phylogenetische Verwandtschaft. Wenn die zwischen den Hippoboscidae und den Streblidae bestehende Ähnlichkeit auf Symplesiomorphie beruht, dann ist noch gar nichts entschieden, und die Streblidae könnten trotzdem mit den Nycteribiidae näher verwandt sein als mit den Hippoboscidae.

III. Der absolute Rang der monophyletischen Teilgruppen

Im vorhergehenden Abschnitt ist versucht worden, die monophyletischen Teilgruppen der sogenannten Muscidae zu erfassen und zu begründen. Das Ergebnis war ein hierarchisch gegliedertes System, in dem die Ko- und Subordination der monophyletischen Gruppen durch Zahlen- und Buchstabenkombinationen (A. 1 — A. 2; innerhalb A. 2 wieder B. 1 und B. 2 usw.) kenntlich gemacht wurde. Die relative Rangordnung der Gruppen, die den verschiedenen Grad ihrer phylogenetischen Verwandtschaft widerspiegelt, kommt dadurch eindeutig zum Ausdruck.

Die 2. Hauptaufgabe jeder systematischen Arbeit ist es, den als monophyletisch erkannten und in einem hierarchischen System geordneten Gruppen auch einen absoluten Rang — als Familien, Unterfamilien, Tribus usw. — anzuweisen.

Über dieses Problem bestehen die größten Unklarheiten.

Auf der einen Seite steht die Ansicht, es gebe überhaupt keine Kriterien, mit deren Hilfe entschieden werden könne, ob eine bestimmte monophyletische Gruppe als Gattung, Unterfamilie oder Familie bezeichnet werden muß:

"There is no known biological phenomenon that would make an array of forms a family rather than a genus" (Dobzhansky 1963).

Auf der anderen Seite aber dürfte niemand der Ansicht widersprechen wollen und können, daß die gesamte systematische Arbeit im wesentlichen sinnlos bleibt, wenn sie nicht die Voraussetzungen dafür schafft, Vergleiche zwischen verschiedenen Tiergruppen durchzuführen.

"Comparative study of evolutionary patterns is as legitimate an andeavor as comparative anatomy, comparative physiology or comparative biochemistry" (Dobzhansky 1963).

Solche Vergleiche werden auch in der Tat oft genug durchgeführt. Sicherlich würde aber jeder Widerspruch ernten, der etwa die Entwicklung der Muscidae mit derjenigen der Nematocera vergleichen wollte. Man würde ihm entgegenhalten, daß man nicht eine Unterordnung mit einer Familie vergleichen dürfe. Darf man aber verschiedene Familien, etwa die Muscidae mit den Drosophilidae oder mit den Tipulidae vergleichen? Dagegen würde sich zweifellos weniger Widerspruch erheben, schon weil es dem „gesunden Menschenverstande“ einleuchtet, daß irgendwie vergleichbar sein muß, was mit dem gleichen Namen („Familie“) bezeichnet wird. Dem steht aber die oben angeführte Behauptung Dobzhanskys entgegen, daß es kein biologisches Phänomen gebe, auf Grund dessen eine Gruppe als Familie und nicht etwa als Gattung bezeichnet werden müsse.

Tatsächlich wird der Rang einzelner Gruppen von verschiedenen Autoren ja auch sehr verschieden bewertet. Bekanntlich hat Handlirsch (und Weber, der ihm darin folgte) alle Acalyptratae in einer Familie „Borboridae“ zusammengefaßt. Andere Autoren unterscheiden hier mehr als 50 Familien. Bei den Calyptratae sind die Auffassungsverschiedenheiten nicht so groß. Immerhin gibt es auch hier Autoren, die die „Stomoxyidae“ als Familie ansehen, während sie andere nur als Tribus „Stomoxyini“ der Familie Muscidae betrachten, in die außer den eigentlichen „Muscidae“ auch noch die Anthomyiidae und manchmal sogar die Cordyluridae eingeschlossen werden.

Wir stehen also vor dem Dilemma, daß uns einerseits die Notwendigkeit zu vergleichenden Untersuchungen an verschiedenen Tiergruppen als wissenschaftliche Aufgabe unabweisbar erscheint, daß wir andererseits aber keine Kriterien dafür haben, welche Tiergruppen miteinander verglichen werden dürfen: Sollen wir die Stomoxyidae mit den Drosophilidae oder mit den Borboridae sensu Handlirsch (zu denen die Drosophilidae als kleine Teilgruppe gehören) vergleichen oder müssen die Muscidae im weitesten Sinne (mit Einschluß der Tribus Stomoxyini) mit einer der beiden Gruppen, und dann mit welcher von ihnen, verglichen werden?

Hendel (1928) hat die Auffassung, daß man die Acalyptratae nicht, wie Handlirsch und Weber das wollten, als eine Familie ansehen dürfe, damit begründet, daß dadurch „nur die Verschleierung wirklich großer Differenziertheit der Formen“ erreicht würde. Dahinter steht die Auffassung, daß die Einheitlichkeit des morphologischen Typus' für die Festsetzung des absoluten Ranges systematischer Gruppen maßgebend sein müsse. In der Tat ist dies das Prinzip, nach dem in der Systematik heute noch fast allgemein gearbeitet wird. Vergleichbar und mit dem gleichen Rang (etwa als „Familien“) einzustufen wären dann systematische Gruppen, die einen vergleichbaren Grad typologischer Einheitlichkeit besitzen.

Dazu wäre zu sagen, daß es gerade dieses Prinzip ist, das so große Meinungsverschiedenheiten über den Rang bestimmter systematischer Gruppen zuläßt, wie sie oben mit einigen Beispielen belegt wurden. Offenbar gibt es keine verbindlichen Maßstäbe, mit deren Hilfe entschieden werden kann, ob etwa die sogenannten Familien der Fische und die sogenannten Familien der Dipteren vergleichbare morphologische Typen sind oder nicht. Noch wichtiger und schlechthin entscheidend ist es aber, daß dieses typologische Kriterium im phylogenetischen System, das nur monophyletische Gruppen zuläßt (siehe HENNIG 1965), prinzipiell nicht anwendbar ist. Aus der Forderung, daß nur monophyletische Gruppen zugelassen sein sollen, ergibt sich nämlich zwangsläufig die weitere Forderung, daß Schwestergruppen den gleichen Rang haben müssen. Sie sind ja nicht nur selbst monophyletische Gruppen, sondern sie bilden zusammen wiederum eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung.

Die Frage, ob die „Stomoxyidae" neben den Muscidae als eigene Familie anerkannt werden sollen oder nicht, kann in der phylogenetischen Systematik also auf keinen Fall danach entschieden werden, ob beide Gruppen gleichwertige morphologische Typen sind oder nicht, sondern danach, ob „Muscidae" und „Stomoxyidae" Schwestergruppen sind oder nicht. Offenbar ist das nicht der Fall. Die Schwestergruppe der Stomoxyinae (mit oder ohne Einschluß der übrigen „Stechfliegen") muß unter den monophyletischen T e i l gruppen der „Muscidae" gesucht werden. Daher können „Stomoxyidae" und „Muscidae" im System auch nicht als Kategorien gleicher Rangstufe (etwa beide als „Familien") nebeneinandergestellt werden.

Damit gilt die Behauptung, es gebe kein Kriterium, nach dem entschieden werden könne, ob eine Gruppe als Gattung oder als Familie bezeichnet werden müsse, auf jeden Fall nicht mehr in voller Schärfe: Eine Gruppe kann nicht als Gattung (richtiger: nur als Gattung) eingestuft werden, wenn ihre Schwestergruppe als Familie bezeichnet wird und umgekehrt.

Wenn aber, im phylogenetischen System, Schwestergruppen der gleiche absolute Rang zugesprochen werden muß, dann ist wenigstens für sie das Ziel erreicht, daß gleicher absoluter Rang die Vergleichbarkeit von Gruppen anzeigen sollte; denn Schwestergruppen sind tatsächlich in einem genau bestimmbaren Sinne vergleichbar: Ihr Alter und auch der morphologische Ausgangspunkt ihrer Entwicklung (der durch die ihnen und nur ihnen gemeinsame Stammart gegeben ist) sind identisch.

Mit dem Prinzip des phylogenetischen Systems, daß Schwestergruppen den gleichen Rang haben müssen, ist allerdings noch nicht gesagt, welcher Rang das sein muß. Es steht z. B. heute fest, daß die „Fanniinae" (Gruppe A. 1 in Abb. 53) und die übrigen „Muscidae" (Gruppe A. 2 in Abb. 53) Schwestergruppen sind. Sie müssen also den gleichen Rang haben. Damit ist aber noch nicht entschieden, ob wir sie als Familien (Fanniidae und Muscidae) etwa einer Überfamilie Muscoidea oder als Unterfamilien (Fanniinae und Muscinae) einer Familie (Muscidae) bezeichnen sollen. Beide Lösungen (und dazu zahlreiche andere, die ebenfalls möglich wären) widersprechen dem genannten Prinzip nicht, und es gibt tatsächlich Autoren (ROBACK, ROHDENDORF), die Fanniidae und Muscidae als Familien ansehen.

Die Entscheidungsfreiheit wird allerdings dadurch eingeengt, daß der Rang beider Gruppen niedriger sein muß als derjenige der übergeordneten monophyletischen Gruppe, die von ihnen gemeinsam gebildet wird, und außerdem auch noch dadurch, daß diese übergeordnete Gruppe im Rang wiederum mit i h r e r Schwestergruppe übereinstimmen muß.

Mit diesen Überlegungen offenbart sich anscheinend ein grundsätzlicher Mangel des phylogenetischen Systems: Um den absoluten Rang auch nur einer monophyletischen Gruppe festlegen zu können, müssen wir, wie es scheint und etwas überspitzt ausgedrückt, a l l e Schwestergruppenverhältnisse im ganzen Tierreich kennen.

Wer der Entscheidung, daß im System nur monophyletische Gruppen zugelassen sein sollen, einmal zugestimmt hat, kann, ohne mit der elementarsten Logik in Konflikt zu geraten, der Folgerung nicht widersprechen, daß im System dann Schwestergruppen den gleichen Rang haben müssen. Wenn sich dem aber praktisch unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstellen, sind wir dann nicht gezwungen, die Forderung, das System dürfe nur monophyletische Gruppen enthalten, aufzugeben? Das anzunehmen, wäre ein Irrtum.

Die Lösung ergibt sich aus der Erkenntnis, daß der gleiche Rang und die durch ihn angezeigte Vergleichbarkeit von Schwestergruppen auf ihrer absoluten Gleichaltrigkeit beruht. Wenn wir von dieser Tatsache ausgehen und festsetzen, daß monophyletische Gruppen, die zur gleichen Zeit entstanden sind, den gleichen absoluten Rang erhalten sollen, so erreichen wir zweierlei: Wir machen uns, wenn wir den absoluten Rang einer monophyletischen Gruppe festsetzen wollen, unabhängig von der Notwendigkeit, zunächst ihre Schwestergruppe zu ermitteln, ohne damit aber das Prinzip zu verletzen, daß Schwestergruppen den gleichen Rang haben müssen, und wir gewinnen den Vorteil, daß alle mit dem gleichen Rang bezeichneten Gruppen durch das ganze Tierreich hindurch tatsächlich nun in einem genau bestimmten Sinne „vergleichbar" sind. Zwar fehlt ihnen eines der beiden Elemente, auf dem die Vergleichbarkeit von Schwestergruppen beruht: der durch die gemeinsame Stammart gegebene identische morphologische Ausgangspunkt ihrer Entwicklung. Aber das bedeutet nur, daß Schwestergruppen im Rahmen der allgemeinen Vergleichbarkeit monophyletischer Gruppen gleichen Ranges in einem noch engeren Sinne miteinander vergleichbar sind.

Es wäre nun freilich unsinnig, unter „Gleichaltrigkeit" absolut identische Entstehungszeiten verstehen zu wollen. Wenn wir aber etwa festsetzen, daß alle diejenigen engsten monophyletischen Gruppen, die im Alttertiär, vor dem Oligocän, entstanden sind, als Unterfamilien, alle diejenigen engsten monophyletischen Gruppen, die im jüngeren Mesozoikum, vor dem Beginn des Tertiär, entstanden sind, als Familien bezeichnet werden sollen, dann wäre für die Vereinheitlichung der absoluten Rangbezeichnungen schon viel erreicht.

Um die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen allen in Betracht kommenden monophyletischen Gruppen (d. h. alle Verzweigungen der Stammbaumausschnitte, zu denen sie gehören) im System ausdrücken zu können, müssen wir allerdings Zwischenkategorien einführen. Die Literatur enthält mehrere Vorschläge für die Benennung solcher Zwischenkategorien. Daß es in dieser Hinsicht noch keine Einheitlichkeit gibt und daß Namen für den Bereich zwischen den Kategorien Familie und Unterfamilie bisher fehlen, sind vorläufige Mängel, über die sich kaum zu sprechen lohnt. Wäre auf diese Frage soviel Zeit, Mühe und Scharfsinn verwendet worden wie auf die Ausgestaltung und Auslegung der Nomenklaturregeln, die die Benennung von Arten und Gattungen regeln, dann wären diese Mängel schon längst behoben.

Das Ausmaß, in dem man Zwischenkategorien im System einschieben müßte, würde dann anzeigen, in welchem Umfange die Bestimmung des Alters und damit des absoluten Ranges und folglich die Vergleichbarkeit monophyletischer Gruppen unbestimmt bleiben muß. Aus ihm wäre auch zu ersehen, in welchem Rahmen der Rang, den man bestimmten Gruppen nach ihrem ungefähren Entstehungsalter ohne Kenntnis der genauen Schwestergruppenverhältnisse zuteilt, geändert werden müßte, wenn diese erkannt worden sind. In einer etwa gleichzeitig erschienenen Arbeit (Hennig 1965 a) habe ich die Acalyptratae mit den Säugetieren verglichen und ich bin dabei zu dem Ergebnis gekommen, daß nach dem Kriterium der Gleichaltrigkeit nicht die Acalyptratae in ihrer Gesamtheit, sondern die heute von den meisten Autoren unterschiedenen „Familien" der Acalyptratae mit den „Familien" der Säugetiere verglichen werden dürfen. Vom Standpunkte des Problems der Bestimmung des absoluten Ranges monophyletischer Gruppen aus gesehen bedeutet das, daß es richtiger ist, mit der Mehrzahl der

heutigen Autoren verhältnismäßig untergeordnete Teilgruppen der Acalyptratae als „Familien" zu bezeichnen, als mit HANDLIRSCH und WEBER die Acalyptratae in ihrer Gesamtheit als e i n e Familie anzusehen. Das gilt natürlich nur, wenn man die Familieneinteilung der Säugetiere als die feststehende Bezugsbasis annimmt, und auch dann nur mit der Einschränkung, daß selbst unter Berücksichtigung der oben zugestandenen Ungenauigkeitsgrenzen nicht alle Säugetierfamilien und auch nicht alle Acalyptratenfamilien gleichaltrig sind und daß die heute anerkannten Familien der Acalyptratae durchschnittlich etwas älter sind als die der Säugetiere. Bei aller Ungenauigkeit und Vorläufigkeit ihrer Ergebnisse zeigt die Arbeit den Weg, auf dem es möglich sein müßte, unter Vermeidung des unbestimmten und im phylogenetischen System nicht brauchbaren Prinzips von der Gleichwertigkeit morphologischer Typen mit Hilfe objektiver Maßstäbe zu einer Vereinheitlichung der absoluten Rangbezeichnungen zu kommen.

Wenn jetzt die Frage aufgeworfen wird, welchen absoluten Rang man den „Muscidae" und ihren monophyletischen Teilgruppen zusprechen soll, dann kann das nach dem Vorstehenden nur heißen: Wie alt sind sie und welche von ihnen haben das gleiche Entstehungsalter wie die „Familien" der Acalyptratae und der Säugetiere bzw., anders ausgedrückt, welche von ihnen würden, als Familien bezeichnet, den Familien der Acalyptratae und der Säugetiere nach dem Kriterium der Gleichaltrigkeit etwa gleichwertig sein?

Für die Feststellung des Alters (genauer: des Mindestalters) monophyletischer Gruppen stehen uns 2 Quellen zur Verfügung: die Fossilien und die geographische Verbreitung.

Fossilien liegen bei den Muscidae so gut wie gar nicht vor. Es sind zwar einige unter den Gattungsnamen *Anthomyia* und *Musca* beschrieben worden, die möglicherweise zu den Muscidae gehören, aber mit ihnen ist praktisch nicht das Geringste anzufangen. Die von LOEW aus dem Baltischen Bernstein erwähnten „Anthomyina" sind niemals beschrieben worden und leider verschollen. Das einzige von mir selbst unter vielen Tausenden von Dipteren-Einschlüssen im Bernstein gefundene Exemplar einer Muscide gehört zu den Fanniinae. Es beweist, daß das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Fanniinae und den übrigen Muscidae (Gruppen A. 1 und A. 2 in Abb. 53) spätestens in der Bernsteinzeit entstanden sein muß. Das ist aber nichts als die Bestätigung einer Annahme, zu der wir auch aus anderen Gründen kommen müssen, und zwar aus Gründen, die es wahrscheinlich machen, daß dies Schwestergruppenverhältnis schon wesentlich früher entstanden ist. Von Bedeutung sind auch die Funde der „Gattung" *Glossina* im Miocän von Nordamerika und der Familie Hippoboscidae *(„Lynchia" rottensis)* im Unteroligocän von Rott im Siebengebirge. Leider kennen wir die Schwestergruppe der wahrscheinlich monophyletischen Gruppe Glossinidae + Pupipara noch nicht. Wäre das der Fall, dann könnten wir schon allein aus dem unteroligocänen Funde das Mindestalter einer ganzen Anzahl von Teilgruppen der Muscidae bestimmen.

Beim gegenwärtigen Stand der Dinge sind wir daher fast ausschließlich auf die geographische Verbreitung angewiesen. Am wichtigsten sind für unser Problem die südlichen Randkontinente (Südamerika und Neuseeland bzw. Australien). Wir hätten zu ermitteln, welchen Faunenschichten die hier vorkommenden Muscidae angehören. Namentlich wäre festzustellen, ob es unter den Muscidae Südamerikas bzw. Neuseelands solche gibt, die (bzw. deren Vorfahren) bereits in der oberen Kreide oder im ältesten Tertiär in ihr heutiges Verbreitungsgebiet gekommen sind. Leider stößt auch das zur Zeit noch auf große Schwierigkeiten. Eines aber steht sicher fest: Weder die Muscidae von Neuseeland noch diejenigen Südamerikas bilden eine einheitliche monophyletische Gruppe. Es gibt vielmehr in jedem dieser beiden Gebiete mehrere Artengruppen, die mit verschiedenen Artengruppen der Nordkontinente näher verwandt sind.

Sehen wir von den zweifellos durch den Menschen eingeschleppten Arten ab, dann dürfen wir wohl mit einiger Zuversicht behaupten, daß die neuseeländischen Muscidae zu den Limnophorinae (vielleicht auch schon zu verschiedenen Teilgruppen der Limnophorinae?), zur *Helina*-Gruppe der Phaoniinae und zu den Muscinae *(Calliphoroides)* gehören. Soweit sich ihre Beziehungen zu ihren nächsten Verwandten auf den Nordkontinenten heute schon beurteilen lassen, darf man wahrscheinlich die Vermutung aussprechen, daß sie unabhängig voneinander wohl schon spätestens in der obersten Kreide (über das Alter der neuseeländischen Fauna siehe z. B. HENNIG 1960) nach Neuseeland gekommen sein dürften. Aus dem, was wir über die Verwandtschaftsbeziehungen der bisher erfaßbaren monophyletischen Teilgruppen der „Muscidae" wissen, ergibt sich dann (Abb. 53), welche von ihnen bereits vor dem Beginn des Tertiär entstanden sein müssen. Diese Gruppen wären dann etwa gleich alt wie die Familien der Acalyptratae (oder mindestens einige von diesen, wie die Sciomyzidae, Helcomyzidae, Heleomyzidae usw.) und noch etwas älter als die meisten Familien der Säugetiere.

Daraus folgt, daß als „Familien" mehrere relativ untergeordnete Teilgruppen der „Muscidae" im Sinne der gegenwärtigen Systematik bezeichnet werden müßten, wenn wir den Rang der monophyletischen Gruppen nach ihrem Entstehungsalter festlegen und die Familieneinteilung der Acalyptratae und der Säugetiere als Vergleichsgrundlage nehmen wollen. Ich vermute, daß die Zahl der „Familien", die wir im Rahmen der heutigen „Familie Muscidae" dann unterscheiden müßten, noch etwas größer wäre, als es nach der Abbildung scheint. Die Gruppe, die wir heute „Muscidae" nennen, würde als zweifellos monophyletische Gruppe (wenn wir davon absehen, daß noch nicht feststeht, ob die Glossinidae und die Pupipara eingeschlossen werden müssen oder nicht) im System bestehen bleiben, aber mit einem höheren Rang als dem einer Familie eingestuft werden müssen.

Was wir über die Muscidae der neotropischen Region wissen, widerspricht diesen Schlußfolgerungen nicht. Die Zahl der monophyletischen Teilgruppen, die selbständig aus dem Norden nach Südamerika gekommen sein müssen, ist wesentlich größer als in Neuseeland. Allein bei den Fanniinae (Gruppe A. 1 der Abb. 53) sind es, wie oben gezeigt wurde (S. 19), mindestens 4. Über die Zeit, in der das geschehen sein kann, wissen wir aber wesentlich weniger. Zweifellos gehören viele den jüngeren (Spättertiär) und jüngsten Faunenschichten an. Wir müssen auch stark damit rechnen, daß die Muscidae wohl nicht unbedingt feste Landverbindungen brauchen, um von einem Kontinent zum anderen gelangen zu können. Die Tatsache, daß es in Hawaii viele endemische Arten, namentlich in der Gattung *Lispocephala,* gibt, beweist, daß wir die Möglichkeit der Ausbreitung über See stark in Rechnung stellen müssen. Für Neuseeland fällt das weniger ins Gewicht; denn wir schließen auf das hohe Alter der dortigen Fauna ja nicht nur aus der Tatsache, daß Neuseeland seit der oberen Kreide keine Landverbindungen zu anderen Landgebieten mehr gehabt hat, sondern vor allem aus der Art der Schwestergruppenverhältnisse, die zwischen den neuseeländischen Formen und denen der übrigen Kontinente bestehen. Auch für Südamerika möchte ich annehmen, daß die Zeiten der Landverbindungen Zeiten verstärkten Faunenaustausches gewesen sind. Es wird daher selbst bei so verbreitungstüchtigen Gruppen, wie es die Muscidae sind, möglich sein, verschiedene Faunenschichten zu unterscheiden, die, wenn auch mit einer erheblichen Unschärfe, verschieden alten Landverbindungen entsprechen. Dafür spricht auch die Tatsache, daß einige der südamerikanischen Gruppen von ihren nächsten Verwandten im Norden durch eine breite Verbreitungslücke, die in einigen Fällen ganz Nordamerika einschließt, getrennt sind.

Am wahrscheinlichsten ist es, daß ein Teil der südamerikanischen Coenosiinae und Phaoniinae (aus der *Phaonia*-Gruppe) der Edentaten-Schicht (im Sinne von ARLDT) angehört und über eine Landverbindung eingewandert ist, die in der obersten Kreide

und im ältesten Tertiär bestanden hat. Es wurde schon oben (S. 45) darauf aufmerksam gemacht, daß gerade diese beiden Gruppen anderen (den Limnophorinae bzw. der *Helina*-Gruppe der Phaoniinae) nahestehen, die auch in Neuseeland verbreitet sind.

Besonderer Überlegungen bedarf das Alter der Stechfliegengruppe. Es sind oben (S. 80) Gründe dafür angeführt worden, daß wenigstens die Glossinidae und die Pupipara zusammen eine monophyletische Gruppe bilden und daß wahrscheinlich Säugetiere als die ursprünglichen Blutspender dieser Gruppe anzusehen sind. Nun ist es eine allgemeine Erfahrung, daß Parasiten meist jünger sind als ihre Wirtsgruppe. Das dürfte auch für die Stechfliegengruppe gelten. Dafür spricht auch, daß keine Anzeichen einer Parallelentwicklung zwischen dieser Gruppe und den Säugetieren, wenigstens was die ältere Geschichte beider Gruppen anbetrifft, erkennbar sind. Aus der Tatsache, daß alle bekannten Glossinidae und Pupipara als Imagines auf einen Blutspender angewiesen sind, darf man allerdings (solange keine Gründe für konvergente Entstehung des Blutsaugens sprechen) nur schließen, daß dies auch für den letzten gemeinsamen Vorfahren der rezenten Arten bereits galt. Nur für diesen kann man daher auch annehmen, daß er jünger war als die Säugetiere. Damit ist noch nichts über das Entstehungsalter der Gruppe selbst gesagt. Wir müssen, wenn wir vom Alter einer Gruppe sprechen, ja doch scharf zwischen Entstehungs- und Gliederungsalter unterscheiden. Da aber feststeht, daß die Stechfliegengruppe zu den Calyptratae gehört, und nichts dafür spricht, daß die Calyptratae (und selbst die Cyclorrhapha) vor der Kreide entstanden sind, ist der Zeitraum für die Entstehung und die erste Gliederung (die Entstehung der ältesten Schwestergruppenverhältnisse) der Stechfliegengruppe verhältnismäßig stark eingeengt. Wie oben (S. 86) berichtet, schließt Bequaert aus dem Funde von *„Lynchia" rottensis* im Unteroligocän, daß die Entstehung einiger Teilgruppen der Hippoboscidae schon im (oberen?) Eocän anzunehmen ist. Das bedeutet aber (die wenigstens ungefähre Richtigkeit unserer Gliederung der Gesamtgruppe vorausgesetzt), daß es im Eocän außer den Hippoboscidae (und einigen ihrer ältesten Teilgruppen) auch die Glossinidae und Nycteribiidae—Streblidae (oder beide getrennt) bereits als selbständige Gruppen gegeben haben muß. Möglicherweise sind sie noch älter. Daraus ergibt sich, daß sie dem Alter nach etwa den in Abb. 53 aufgeführten „Unterfamilien" der „Muscidae" und den Familien der Acalyptratae und der Säugetiere gleichwertig sind.

Die Entwicklung unseres phylogenetischen Systems wird also wohl dahin gehen, daß die Familien Glossinidae, Hippoboscidae, Nycteribiidae und Streblidae (wie immer die endgültige Antwort auf die Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Gesamtgruppe schließlich ausfallen mag) ihren Rang nicht verlieren, sondern daß umgekehrt die heute als Unterfamilien bezeichneten Teilgruppen der Muscidae (oder in einzelnen Fällen vielleicht sogar noch engere monophyletische Teilgruppen) den Rang von Familien erhalten werden.

In Abb. 53 ist dargestellt, was man meiner Ansicht nach heute über das phylogenetische System der Muscidae sagen kann. Ein gröberer Verstoß gegen die Grundsätze der phylogenetischen Systematik scheint in dieser Darstellung nur darin zu liegen, daß z. B. die Fanniinae als Unterfamilie bezeichnet sind, obwohl doch heute schon feststeht, daß zwischen ihnen und den übrigen Muscidae ein Schwestergruppenverhältnis besteht und obwohl im phylogenetischen System Schwestergruppen den gleichen Rang haben müssen. Dann darf man aber, so scheint es, eine Unterfamilie (Fanniinae) nicht einer Gruppe von Unterfamilien gegenüberstellen. Der Widerspruch ist aber nur scheinbar. Das Schwestergruppenverhältnis zwischen der Gruppe, für die nur der Unterfamilienname Fanniinae angegeben ist, und den übrigen Muscidae ist in der Abbildung durch die Gruppensymbole A. 1 und A. 2 ausgedrückt. Benennung und

Rang dieser Gruppen sind absichtlich offen gelassen. Die weitere Gliederung ist in Abb. 53 nur für die Gruppe A. 2, nicht aber für A. 1 eingezeichnet. Diejenige von A. 2 ist, wie schon in den Artenzahlen zum Ausdruck kommt, zweifellos wesentlich reicher als die ihrer Schwestergruppe A. 1. Aber auch bei dieser gibt es monophyletische Teilgruppen, die freilich bisher nur sehr unvollkommen bekannt sind (siehe S. 12). Für die Festsetzung des absoluten Ranges dieser monophyletischen Teilgruppen ist, wie für alle anderen, ihr Entstehungsalter maßgebend. Erst wenn dieses feststeht, wird sich zeigen, ob sie den Unterfamilien, Tribus oder gar nur den Gattungsgruppen der Gruppe A. 2 „gleichwertig" sind. Einige Gründe sprechen dafür, daß die letzte gemeinsame Vorfahrenform aller rezenten Arten der Gruppe A. 1 viel später lebte als die gemeinsame Stammart der Gruppen A. 1 und A. 2. Zwischen dem Entstehungs- und dem Gliederungsalter der Gruppe A. 1 liegt also wahrscheinlich eine erhebliche Zeitspanne. Anders ausgedrückt würde das heißen, daß alle rezenten Arten der Gruppe A. 1 nur Glieder einer Familie und vielleicht auch nur einer Unterfamilie sind, obwohl die Gesamtgruppe A. 1 als Schwestergruppe von A. 2 vielleicht als Familiengruppe oder als Überfamilie eingestuft werden muß. Auf derartigen sachlichen Erkenntnissen und nicht, wie z. B. Naef meinte, auf dem menschlichen Symmetriebedürfnis oder gar auf formalen Nomenklaturvorschriften („obligatorische Kategorien") beruht die Tatsache, daß im phylogenetischen System oft eine Einheit hohen Ranges nur jeweils eine „Teil"-Gruppe der niederen Ränge (z. B. das Subphylum Acrania nur 1 Klasse, 1 Ordnung und 1 Familie) enthält.

Der Unterfamilien-Name Fanniinae ist daher in Abb. 53, soweit unsere bisherigen Kenntnisse eine Entscheidung zulassen, mit Recht eingetragen. Ähnliche Überlegungen gelten für die übrigen in Abb. 53 angegebenen Unterfamilien. Allerdings sind diese untereinander sicher nur in einem sehr ungenauen Sinne „gleichwertig", und sie entsprechen wahrscheinlich auch den Fanniinae nur sehr unvollkommen. Das ist aber nicht Folge des Mangels an Konsequenz beim Entwurf der Abbildung bzw. des Systems, sondern Ausdruck unserer noch sehr unvollkommenen Kenntnisse.

Als „phylogenetisches System" im eigentlichen Sinne pflegt man nicht eine Darstellung wie die in Abb. 53 gegebene, sondern eine Aufzählung der Namen phylogenetischer Gruppen (mit oder ohne Beschreibung dieser Gruppen) zu bezeichnen, in der alles, was in der graphischen Darstellung enthalten ist, allein durch die hierarchische Anordnung der Gruppen und durch die Angabe eines absoluten Ranges für jede Gruppe zum Ausdruck gebracht wird. Auf eine solche genaue Übersetzung meines Stammbaumentwurfes in ein „System" habe ich aus folgenden Überlegungen verzichtet: Der Wert des phylogenetischen Systems einer Gruppe liegt einzig und allein darin, daß es diese zum Vergleich mit anderen Gruppen („comparison of evolutionary patterns" im denkbar weitesten Sinne) geeignet macht. Bisher lassen sich die „Muscidae" aber zu vergleichenden Untersuchungen kaum heranziehen, es sei denn zu solchen ganz oberflächlicher Art. Dazu sind die Lücken in unseren Kenntnissen von der Umgrenzung der monophyletischen Gruppen, von ihren Verwandtschaftsbeziehungen und ihrem Alter noch viel zu groß. Sie werden sich nur durch zahlreiche sorgfältige Spezialuntersuchungen allmählich schließen; aber kein einzelner Autor dürfte in der Lage sein, sie auch nur hinreichend zu verkleinern, selbst wenn er viele Jahre ausschließlich dieser Aufgabe widmen wollte. Allzuvieles, was wir in einem Stammbaum und in einem „System" darstellen müssen, beruht bei den Muscidae daher noch auf allzu hypothetischen Annahmen. Wenn aber die Antwort auf viele der heute noch offenen Fragen gewonnen sein wird, dann wird sich auch die Notwendigkeit von selbst ergeben, alles Bekannte in einem dann gut begründeten „phylogenetischen System" unmißverständlich darzustellen und damit auch die Gruppe, die zunächst weiterhin den Familiennamen Muscidae tragen mag, für den Vergleich mit anderen tauglich zu machen.

IV. Literaturverzeichnis

ALBUQUERQUE, DALCY DE O.: Sôbre um gênero e duas espécies novas de Phaoninae neotropical. — Rev. brasil. Biol. 11, p. 53—57, 1951 *(Souzalopesmyia)*.

— Sôbre alguns gêneros metálicos de Phaoniinae neotropicais e descrição de uma *Xenomorellia* nova. — Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro (N. S.) Zool., no. 116, p. 1—21, 1953.

— Fauna do Distrito Federal VII. Sôbre um Novo Gênero e Espécie Nova de «Limnophorini», com Descrição de Alótipo Fêmea de «*Coenosopsia prima*» Mall., capturada no Rio de Janeiro. — An. Acad. Brasil. Ciências 25 (1953), p. 519—525, 1954 *(Coenosopsia, Agenamyia)*.

— Sôbre *Bigotomyia* Malloch, 1921, com descrição de uma espécie nova e catálogo das espécies. — Rev. bras. Ent. 2, p. 219—228, 1954.

— Fauna do Distrito Federal XVIII. — An. Acad. bras. Ciênc., Rio de Janeiro, 26, p. 395—409, 1954 *(Hemixanthomyia, Heliographa)*.

— Sôbre um gênero e uma espécie nova de Coenosiinae do Brasil. — Rev. bras. Biol. 14, p. 119—122, 1954 *(Haroldopsis)*.

— Fauna do Distrito Federal XV. Descrição de dois gêneros e quatro espécies novas de Coenosiinae. — Rev. brasil. Biol. 14, p. 177—186, 1954 *(Pilispina, Plumispina)*.

— *Cholomyioides fumipennis* gen. n. e sp. n. de Coenosiinae do Brasil. — Rev. brasil. Biol. 14, p. 225—228, 1954.

— Fauna do Distrito Federal XXI. Um gênero e três espécies novas de Coenosiinae. — Rev. brasil. Biol. 14, p. 361—369, 1954 *(Cordiluroides)*.

— Fauna do Distrito Federal XXXII. Um gênero e uma espécie nova de Phaoninae. — Rev. brasil. Biol. 15, p. 253—256, 1955 *(Pachyceramyia)*.

— Um gênero e uma espécie nova de Coenosiinae. — Rev. brasil. Biol. 15, p. 391—394, 1955 *(Paradexiopsis)*.

— Fauna do Distrito Federal VI. Sôbre alguns Phaoninae pouco conhecidos. — Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro (N. S.) Zool., no. 130, p. 1—11, 1955 *(Neopyrellia)*.

— Fauna do Distrito Federal XVII. Descrição do alótipo ♀ de *Cariocamyia* Snyder, 1951 e notas sôbre o ♂. — Dusenia 6, p. 41—46, 1955.

— Fauna do Distrito Federal XII. Sôbre o gênero *Morellia* R.-D. — Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro (N. S.) Zool., no. 131, p. 1—45, 1956.

— Contribuição ao conhecimento de *Bithoracochaeta* Stein 1911. — Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro (N. S.) Zool., no. 149, p. 1—17, 1956.

— Fauna do Distrito Federal XXXVI. Novas espécies de *Bigotomyia* Malloch 1921. — Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro (N. S.) Zool., no. 159, p. 1—17, 1957.

— Contribuição ao conhecimento de *Hydrotaea* R.-D., 1830 na América do Sul. — Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro (N. S.) Zool., no. 160, p. 1—18, 1957.

— Um gênero e duas novas espécies de «Coenosiinae» do Brasil. — Rev. bras. Biol. 17, p. 359—365, 1957 *(Noelia)*.

— Descrição de um gênero e uma espécie nova de «Coenosiinae». — Rev. brasil. Biol. 18, p. 101—104, 1958 *(Levallonia)*.

— Fauna do Distrito Federal. Contribuição ao conhecimento de *Phaonia* R.-D., 1830, com descrição de novas espécies. — Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro (N. S.) Zool. 179, p. 1—38, 1958.

— Sôbre *Ophyra* R.-D., 1830 na América do Sul, com descrição de uma espécie nova. — Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro (N. S.) Zool., no. 181, p. 1—13, 1958.

ALDRICH, J. M.: The genus *Philornis* — a bird-infesting group of Anthomyiidae. — Ann. Ent. Soc. Amer. 16, p. 304—309, 1923.

BEQUAERT, J. C.: The Hippoboscidae or Louse-Flies of Mammals and Birds. Pt. I. Structure, Physiology and Natural History. — Ent. Amer. (n. s.) 32, p. 1—209, 1953.

— The Hippoboscidae ... Pt. II. Taxonomy, Evolution and Revision of American Genera and Species. — l. c. 34, p. 1—232, 1954.

BOHART, G. E., & GRESSITT, J. L.: Filth-inhabiting Flies of Guam. — Bull. Bernice P. Bishop Mus. 204, p. 1—152, 1951.

CHILLCOTT, J. G.: A revision of the nearctic species of Fanniinae. — Canad. Ent. 92, Suppl. 14, p. 5—295, 1960.

COLLIN, J. R.: The British species of the Anthomyid genus *Limnophora* Desv. — Ent. Mo. Mag. 57, p. 94—100, 162—175, 238—248, 265—268, 1921.

— On the classification of the genera allied to *Musca* L. — Proc. R. ent. Soc. London (B) 17, p. 125—127, 1948.

CROSSKEY, R. W.: A revision of the genus *Pygophora* Schiner. — Trans. Zool. Soc. London 29, p. 393—551, 1962.

CUTHBERTSON, A.: Biological Notes on some Diptera in Southern Rhodesia. — Proc. Trans. Rhodes. Sci. Assoc. 36, p. 115—132, 1938.

DOBZHANSKY, TH.: Genetic Entities in Hominid Evolution, in: SH. L. WASHBURN, Classification and Human Evolution, p. 347—362, Chicago 1963.

EMDEN, F. I. VAN: Muscidae (Muscinae, Stomoxydinae). — Ruwenzori Exped. II. 3, p. 49—89, 1939.

— Keys to the Muscidae of the Ethiopian Region: Scatophaginae, Anthomyiinae, Lispinae, Fanniinae. — Bull. Ent. Res. 32, p. 251—275, 1941.

— Muscidae: B. Coenosiinae. — Ruwenzori Exped. II. 4, p. 91—255, 1940.

— Keys to the Muscidae of the Ethiopian Region: *Dichaetomyia*-group. — Ann. Mag. Nat. Hist. (11) 9, p. 673—701 und p. 721—736, 1942.

— Keys . . .: *Phaonia*-group. — Ann. Mag. Nat. Hist. (11) 10, p. 73—101, 1943.

— The characters and position of *Graphomyia*. — Proc. R. ent. Soc. London (C) 21, p. 44—45, 1956.

— Muscidae: C. Scatophaginae, Anthomyiinae, Lispinae, Fanniinae and Phaoniinae. — Ruwenzori Exped. II. 6, p. 325—710, 1951.

GARCÍA, M.: Las especies argentinas del género *Philornis* Mein., con decriptión de especies nuevas. — Rev. Soc. ent. argent. 15, p. 277—293, 1952.

GOUIN, FR.: Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris (N. S.) 28, no. 4, p. 167—269, 1949.

HARRISON, R. A.: The Diptera of Auckland and Campbell Islands, part I. Report on Diptera of Auckland and Campbell Islands. — Rec. Dom. Mus., Wellington 2 (1955), p. 205—231, 1956.

HENDEL, FR.: Zweiflügler oder Diptera II: Allgemeiner Teil I, in: E. DAHL, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile 11, Jena 1928.

HENNIG, W.: Dipteren von den Kleinen Sunda-Inseln IV. Fam. Muscidae. — Beitr. Ent. 2, p. 55—93, 1952.

— 63 b. Muscidae, in: E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region, Bd. VII. 2, Stuttgart 1955—1964.

— Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. — Beitr. Ent. 10, p. 221—329, 1960.

— Muscidae aus dem Pamir. — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 131, p. 1—6, 1964.

— Phylogenetic systematics. — Ann. Rev. Ent. 10, p. 91—116, 1965.

— Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins. — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 145, p. 1—215, 1965 a.

HERTING, B.: Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. — Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere 45, p. 429—461, 1957.

HORI, K.: Comparative Anatomy of the Internal Organs of the Calyptrate Muscoid Flies 1. Male Internal Sexual Organs of the Adult Flies. — Scient. Rep. Kanazawa Univ. 7, p. 23—83, 1960.

HUCKETT, H. C.: The North American Species of the Genus *Limnophora* Robineau-Desvoidy, with Descriptions of New Species. — Journ. N. York Ent. Soc. 40, p. 25—76, 105—158 und 279—339, 1932.

— A Revision of the North American Species belonging to the Genus *Coenosia* I. The Subgenera *Neodexiopsis*, *Coenosia*, *Hoplogaster* and related Genera *Allognota*, *Bithoracochaeta* and *Schoenomyza*. — Trans. Amer. Ent. Soc. 60, p. 57—119, 1934.

— A Revision of Connectant Forms between Coenosian and Limnophorine Genera occurring in North America. — Journ. N. York Ent. Soc. 44, p. 187—223, 1936.

JOBLING, J.: A comparative study of the structure of the head and mouth-parts in the Hippoboscidae. — Parasitology 18, p. 319—349, 1926.

— The structure of the head and mouth-parts in the Nycteribiidae. — Parasitology 20, p. 254—272, 1928.

— A revision of the structure of the head, mouth-parts and salivary glands of *Glossina palpalis* Rob.-Desv. — Parasitology 24, p. 449—490, 1933.

— A record of the Streblidae from the Philippines and other Pacific Islands, including morphology of the abdomen, hostparasite relationship and geographical distribution, and with descriptions of five new species. — Trans. Ent. Soc. London 102, p. 211—246, 1951.

KARL, O.: Außereuropäische Musciden (Anthomyiden) aus dem Deutschen Entomologischen Institut. — Arb. morphol. taxon. Ent. 2, p. 29—49, 1935.

LIEBERMANN, A.: Correlation zwischen den antennalen Geruchsorganen und der Biologie der Musciden. — Zeitschr. Morphologie Ökologie Tiere 5, p. 1—97, 1925.

LINDNER, E., & MANNHEIMS, B.: Zur Verbreitung der Dipteren (Zweiflügler) in den Hochregionen der Alpen. — Jahrbuch 1956 des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -tiere, München, p. 121—128.

LE ROUX, E. J., & PERRON, J. P.: Descriptions of Immature Stages of *Coenosia tigrina* (F.), with Notes on Hibernation of Larvae and Predation by Adults. — Canad. Ent. 92, p. 284—296, 1960.

MACKERRAS, I. M.: The Australian species of *Graphomyia*. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 57, p. 361—363, 1932.

MALLOCH, J. R.: Diptera from the Southwestern United States 4. Anthomyiidae. — Trans. Amer. Ent. Soc. 44, p. 263—319, 1918 *(Xenaricia).*
— Descriptions of New North-American Anthomyiidae. — Trans. Amer. Ent. Soc. 46, p. 133—196, 1920.
— Exotic Muscaridae I. — Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 7, p. 161—173, 1921 *(Bigotomyia).*
— Exotic Muscaridae IV. — l. c. (9) 8, p. 414—425, 1921.
— Exotic Muscaridae V. — l. c. (9) 9, p. 271—280, 1922.
— Exotic Muscaridae XI. — l. c. (9) 12, p. 505—528, 1923 *(Pyrellina).*
— Exotic Muscaridae XV. — l. c. (9) 15, p. 131—141, 1925.
— Notes on Oriental Diptera, with Descriptions of New Species. — Philipp. Journ. Sci. 31, p. 491—512, 1926.
— Exotic Muscaridae XXII. — Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 2, p. 307—319, 1928 *(Lasiopelta).*
— Exotic Muscaridae XXIV. — l. c. (10) 3, p. 249—280, 1929 *(Idiohelina).*
— The Calyptrate Diptera of New Zealand. Pts. I—IV. — Rec. Canterbury Mus. 3, p. 289—331, 1930.
— Exotic Muscaridae XXXVI. — Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 9, p. 377—405, 421—447, 501—518, 1932 (Stomoxyinae).
— Muscidae. — Diptera Patag. S. Chile 7, p. 171—346, 1934.
PATERSON, H. E.: A new *Pyrellia* species from Natal, together with miscellaneous notes on other Muscidae. — Journ. Ent. S. Afr. 21, p. 300—305, 1958.
— Notes on the genus *Alluaudinella* G. T. with the description of a new species and a key to the known species of the genus. — Mém. Inst. sci. Madag. (E) 11, p. 355—367, 1959.
PATTON, S. W.: Studies on the higher Diptera of medical and veterinary importance. A revision of the species of the genus *Musca* based on a comparative study of the male terminalia. 1. The natural grouping of the species and their taxonomic relationship to each other. — Ann. Trop. Med. Paras. 26, p. 347—405, 1932.
— Studies on the higher Diptera of medical and veterinary importance. A revision of the genera of the tribe Muscini, subfamily Muscinae, based on a comparative study of the male terminalia. — l. c. 27, p. 135—156, 327—345, 397—430, 501—537, 1933.
PERIS, S. V.: Uma nueva especie de *Morellia* de Camarones y sinopsis de las especies etiópicas. — Eos 37, p. 349—359, 1961.
— Sobre el género *Oramydaea* Snyder, 1949. — Bol. Soc. españ. Hist. nat. (im Druck), 1965.
REMMERT, H.: Lebensformtypen von Strandfliegen. — Zool. Anz. 165, p. 432—438, 1960.
ROBACK, S. S.: A Classification of the Muscoid Calyptrate Diptera. — Ann. Ent. Soc. Amer. 44, p. 327—361, 1951.
SABROSKY, C. W.: The Muscid Genus *Ophyra* in the Pacific Region. — Proc. Hawn. Ent. Soc. 13, p. 423—432, 1949.
SCHREMMER, FR.: Funktionsmorphologische Studien an Dipterenlarven. — Verhandl. Dtsch. Zoolog. Gesellsch. 1956, p. 301—305, 1957.
SÉGUY, E.: Etudes sur les Anthomyiides. 10e note. Etude sur le genre *Morellia* R.-D. — Enc. Ent. B II Dipt. 8, p. 103—115, 1935.
— Diptera. Muscidae. — Genera Ins. 205, p. 103—115, 1937.
— Sur le *Jeanneliotis notabilis*, n. g., n. sp. type d'une nouvelle sous-famille de Muscides. — Rev. franç. Ent. 7, p. 139—142, 1940.
SILVESTRI, F.: Contribuzioni alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'Africa occidentale. 2. Termitofili Pte. 2. — Boll. Lab. Zool. Gen. Agrar. Portici 14, p. 265—319, 1920.
SMART, J.: Notes on the mesothoracic musculature of Diptera. — Smithson. Miscell. Coll. 137, p. 331—364, 1959.
SNYDER, F. M.: New and little known tropical *Helina* Desvoidy allied to *Ariciella* Malloch. — Amer. Mus. Nov. 1060, p. 1—9, 1940.
— A Review of the Genus *Myospila* Rondani with Descriptions of New Species. — Amer. Mus. Nov. 1087, p. 1—10, 1940.
— Contribution to a Revision of Neotropical Mydaeini. — Amer. Mus. Nov. 1134, p. 1—22, 1941.
— Review of Nearctic *Mydaea*, sensu stricto, and *Xenomydaea*. — Amer. Mus. Nov. 1401, p. 1—38, 1949.
— Notes and Descriptions of some Phaoniinae. — Amer. Mus. Nov. 1402, p. 1—25, 1949 *(Airalips, Dasymorellia, Oramydaea, Pseudoptilolepis).*
— New Genera and Species of Lispinae. — Amer. Mus. Nov. 1403, p. 1—9, 1949 *(Lispacoenosia).*
— Revision of *Neomuscina* Townsend. — Amer. Mus. Nov. 1404, p. 1—39, 1949.
— Nearctic *Helina* Robineau-Desvoidy. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 94, p. 109—160, 1949.
— New Neotropical Muscidae. — Amer. Mus. Nov. 1494, p. 1—11, 1951 *(Cariocamyia).*

SNYDER, F. M.: A revision of *Cyrtoneurina* Giglio-Tos, with notes on related genera. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 103, p. 417—464, 1954.
— Notes and descriptions of *Muscina* and *Dendrophaonia*. — Ann. Ent. Soc. Amer. 48, p. 445—452, 1955.
— Notes and Descriptions of some Neotropical Muscidae. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 113, p. 437—490, 1957.
— A Review of New World *Neodexiopsis*. The *Ovata* Group. — Amer. Mus. Nov. 1892, p. 1—27, 1958.
THEODOR, O.: Über den Bau der Genitalien bei den Hippobosciden. — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 108, p. 1—15, 1963.
THOMSON, R. C. M.: Observations on the Biology of Anthomyiidae. — Parasitology 29, p. 273—358, 1937.
— Notes on the breeding habits and early stages of some Muscids associated with cattle in Assam. — Proc. R. Ent. Soc. London (A) 22, p. 89—100, 1947.
TULLOCH, F.: The Internal Anatomy of *Stomoxys*. — Proc. Roy. Soc. London (B) 77, p. 523—531, 1906.
VOS-DE WILDE, B. DE: Contributions à l'étude des larves des Cyclorrhaphes, plus spécialement des larves d'Anthomyides. Dissertation Amsterdam 1935.
ZAVATTARI, E.: Le affinità morfologiche e biologiche fra Ippoboscidi e Glossine. — Atti Soc. Ital. Sci. Nat. 67, p. 37—70, 1928.
ZIMIN, L. S.: Fam. Muscidae, Tribus Muscini, Stomoxydini in Fauna SSSR, Ins. Dipt. XVIII, No. 4, p. 1—286, Moskau und Leningrad 1951.
ZUMPT, FR.: Das System der Stomoxydinae. — VII. Intern. Kongr. Ent. Berlin (1938), p. 1723—1733, 1939.
— Die Oestroiden Fliegen des Wildes in der aethiopischen Region. — Verhandl. XI. Intern. Kongr. Ent. Wien (1960) II, p. 454—457, 1962.

V. Index der Gattungen

Synonyma, die in meiner Revision der paläarktischen Region, 1955—1964, als solche aufgeführt sind, wurden nur in Ausnahmefällen genannt, sie sind Kursiv gedruckt.

Acanthiptera 21
Achanthiptera 21
Acrolasia 41
Agenomyia 59
Airalips 73
Algethimyia 55
Alloeostylus 25
Allognota 67
Alluaudinella 47
Amicitia 65
Ammitzböllia 45
Anacanthiptera 43
Anaclysta 45
Anaphalantus 67
Andersonia 67
Andersonosia 67
Angolia 68
Anthocoena 43, 44
Antholimna 43, 44
Antipodomyia 58
Aphanoneura 63
Apisia 60
Apsil 67
Ariciella 43
Arthurella 74
Atherigona 40
Athiplanomyia 47
Auria 47
Austrocoenosia 68
Azelia 25, 26

Balioglutum 54
Bdellia 78
Bebryx 26
Bigotomyia 41
Biopyrellia 36
Bithoracochaeta 68
Brachiophyra 61
Brachygasterina 41
Brachypalpus 41
Brevicosta 65
Bruceomyia 78
Bryantina 54
Bucephalomyia 60

Calliophrys 60
Calliphoroides 31
Camptotarsopoda 58
Camptotarsus 58
Cariocamyia 52, 74
Cephalispa 65
Chaetagenia 73
Chaetopyrellia 36
Chaetypopleura 74
Charadrella 74
Chlorellia 36
Cholomyioides 67
Chortinus 74
Clinopera 74
Coelomyia 13
Coenosia 67
Coenosopsia 29
Cordiluroides 67
Correntosia 41
Cyacyrtoneura 36
Cyrtoneurina 74
Cyrtoneuropsis 36, 74

Darwinomyia 41
Dasymorellia 36
Dasyphora 33, 35
Dasyphoromima 35
Dasyphyma 18
Deltotus 34
Dendrophaonia 26
Dexiopsis 67
Dialyta 38
Dichaetomyia 47
Didicromyia 52
Dimorphia 52
Drepanocnemis 67
Drymeia 26
Dyadimyia 74

Ecliponeura 43, 44
Emmesina 60
Enoplopteryx 45
Epiplastocerus 9
Eriphia 26
Eumydaea 54
Eumyiospila 54
Euphaonia 41
Euryomma 13
Euspilaria 43
Exsul 59

Fannia 13
Fraseria 41

Glossina 84
Gordonia 36
Graphomuscina 51
Graphomya 50
Graueria 33
Gymnodia 45

Haematobia 78
Haematostoma 78
Hardyia 47
Haroldopsis 67
Hebecnema 50
Helina 41
Helinella 43
Heliographa 60
Hemichlora 73
Hemixanthomyia 74
Hydrotaea 26

Idiohelina 44
Idiopygus 43

Jeanneliotis 58

Lasiomala 74
Lasiopelta 54
Lepidotis 43
Levallonia 65, 67
Limnia 60
Limnohelina 44, 57
Limnophora 60
Limnospila 63
Lispacoenosia 62
Lispocephala 65
Lispoides 59
Lophomala 47
Lophosceles 40
Lyperosia 78

Macrocoenosia 67
Macrorchis 67
Macroxanthomyia 47
Mallocharia 74
Mesembrina 33
Mesembrinella 10
Mesochaeta 60
Metopomyia 53
Microcalyptra 67
Microchylum 60
Millerina 57
Mitroplatia 35
Morellia 33, 35
Mulfordia 73
Musca 33
Muscina 31
Mydaeina 10
Mydhelina 43
Myospila 51

Neaveia 47
Neivamyia 78
Neodexiopsis 68
Neohelina 45
Neohydrotaea 28
Neolimnophora 59
Neomusca 74
Neomuscina 73
Neopyrellia 36, 41
Neurotrixa 73
Noelia 67
Notoschoenomyza 68

Ochromusca 47
Ophyra 26, 28
Oramydaea 52, 58
Orchisia 65
Ornithomusca 31
Orthellia 33, 34
Oxytonocera 67

Pachyceramyia 30, 41
Pahangia 54
Palpibracus 41
Panaga 47
Papuaia 55
Paracoenosia 56
Paradexiopsis 67
Parahydrotaea 28
Paralimnophora 56
Parapyrellia 36
Parvisquama 65
Passeromyia 31
Pectiniseta 65
Pendleburyia 54
Pentacricia 63
Peruvia 43
Phaomusca 36
Phaonantho 44
Phaonia 40
Philornis 74
Phyllogaster 63
Phyronota 41
Pictia 43
Piezura 13
Pilispina 67
Plastocerontus 9
Platycoenosia 13
Platymydaea 47
Plumispina 67
Poecilophaonia 74
Pogonomyia 26
Polietes 32
Polietina 70, 74
Prohydrotaea 28, 58
Prosthetosoma 9
Pseudocoenosia 63
Pseudolimnophora 60
Pseudoptilolepis 73
Psilochaeta 41
Pygophora 65
Pyrellia 33, 65
Pyrellina 33

Raymondomyia 67
Reinwardtia 31
Reynoldsia 67
Rhabdotoptera 67
Rheamyia 60
Rhinomusca 79
Rhyncholimnophora 60
Rhynchomydaea 47
Rhynchopsilops 25
Ruttenia 10
Rypellia 33, 35

Sarcopromusca 36
Schoenomyza 68
Schoenomyzina 68
Sinomuscina 54
Siphona 78
Smithomyia 74
Souzalopesmyia 52
Spanochaeta 65
Spathipheromyia 68
Spilogona 42, 56
Spilopteromyia 73
Steinella 73
Stomopogon 67
Stomoxys 78
Stygeromyia 78
Subphaonia 52
Syllegopterula 25
Syllimnophora 60
Synthesiomyia 31

Teleutochaeta 60
Tenuicosta 67
Tetrachaeta 63
Tetramerinx 63
Tetraplastocerus 9
Thaumastochaeta 60
Thricops 25
Trichopticoides 26
Trichostenomitra 34
Tritonidis 43
Trupheopygus 43

Villeneuvia 59

Xenaricia 50
Xenocoenosia 67
Xenomorellia 36
Xenomydaea 51
Xenomyia 58
Xenosia 54
Xenosina 54
Xenothoracochaeta 73

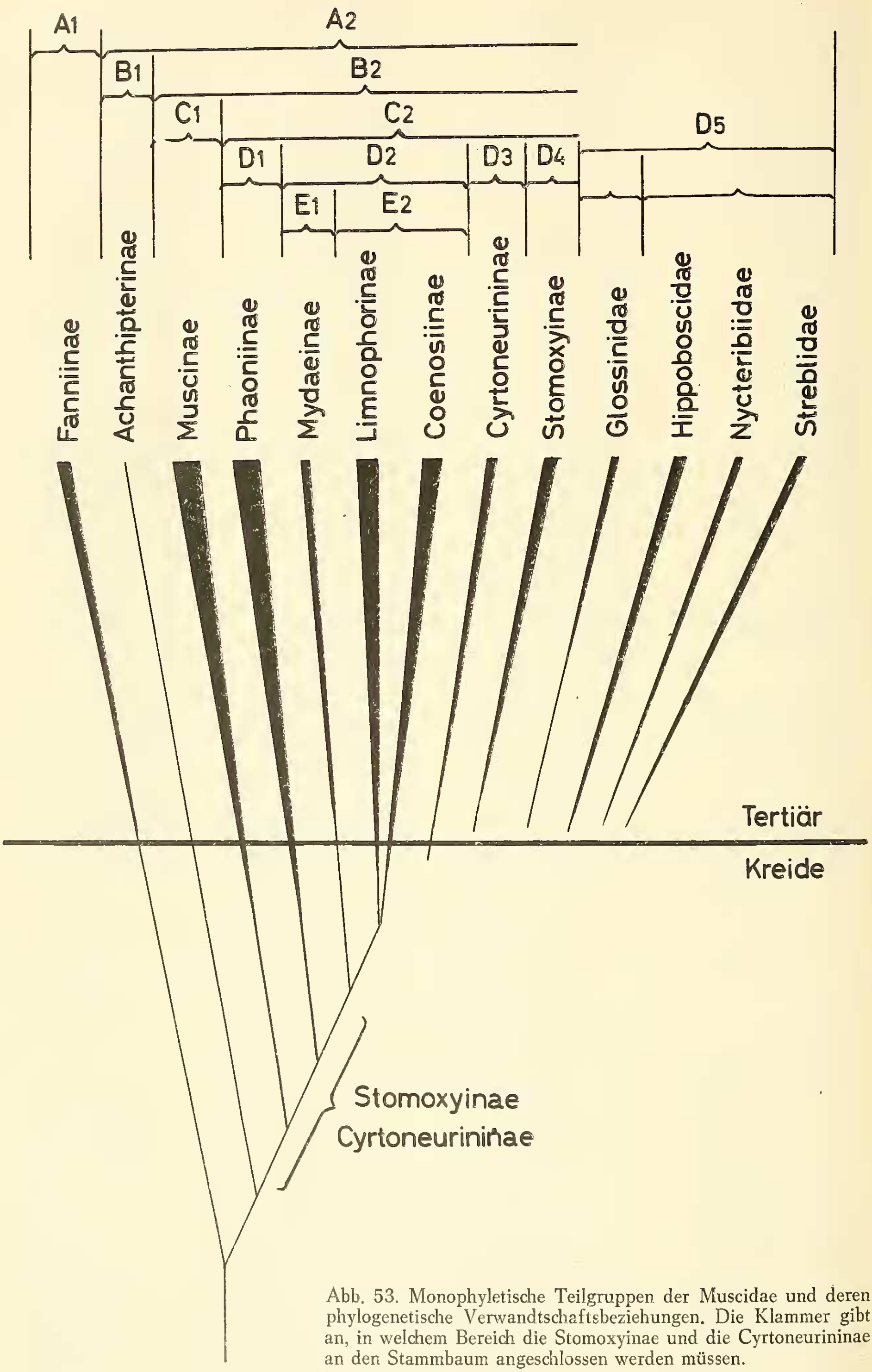


Abb. 53. Monophyletische Teilgruppen der Muscidae und deren phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen. Die Klammer gibt an, in welchem Bereich die Stomoxyinae und die Cyrtoneurininae an den Stammbaum angeschlossen werden müssen.